

20180
NF 432

BOTANIKAI KÖZLEMÉNYEK

ALAPÍTVÁ 1901

A MAGYAR BIOLÓGIAI TÁRSASÁG BOTANIKAI SZAKOSZTÁLYÁNAK KÖZLEMÉNYEI

(COMMUNICATIONES SECTIONIS BOTANICAE SOCIETATIS
BIOLOGICAE HUNGARIAE)

Szerkeszti – Redigit

ISÉPY ISTVÁN és SZIGETI ZOLTÁN



Kötet – Tomus

90.

Füzet – Fasciculus

1-2.

Budapest, 2003

BOTANIKAI KÖZLEMÉNYEK

A MAGYAR BIOLÓGIAI TÁRSASÁG BOTANIKAI SZAKOSZTÁLYÁNAK KÖZLEMÉNYEI
(COMMUNICATIONES SECTIONIS BOTANICAE SOCIETATIS BIOLOGICAE HUNGARIAE)

Szerkesztőbizottság – Editorial Board

LÁNG EDIT (Vácrátót),
MÉSZÁROS ILONA (Debrecen),
PENSZKA KÁROLY (Gödöllő),
SÚRÁNYI DEZSŐ (Cegléd),
SZABÓ ISTVÁN (Keszthely),
SZÓKE ÉVA (Budapest),
TUBA ZOLTÁN (Gödöllő),
ZSOLDOS FERENC (Szeged)

Technikai szerkesztő – Technical editor: MOLNÁR EDIT (Vácrátót)

A Botanikai Közlemények 2003. évi kötetének megjelenését támogatta: Magyar Tudományos Akadémia

© Magyar Biológiai Társaság – Hungarian Biological Society, H-1027 Budapest, Fő u. 68.

ISSN 0006-8144



Útmutató a Botanikai Közlemények szerzői részére

A **Botanikai Közlemények** a növénytan különböző szakterületeit képviselő színvonalas, eredeti közleményeket, egy-egy tudományterületet áttekintő szemle cikkeket közöl magyar, angol vagy német nyelven. A nemzetközi szakmai közvélemény tájékoztatása érdekében a magyar nyelvű cikkek címét, kulcsszavait, összefoglalóját, az ábrák, táblázatok címét, feliratait idegen (angol vagy német) nyelven is közli.

A rendszertan, növényföldrajz és ökológia témakörébe sorolható kéziratokat ISÉPY ISTVÁNNAK (ELTE Botanikus Kert, 1083 Budapest, Illés u. 25.), az anatómia, szervezettan, genetika és élettan témakörében írt cikkeket SZIGETI ZOLTÁNNAK (ELTE Növényélettani Tanszék, 1117 Budapest, Pázmány P. sétány 1/C.) kérjük eljuttatni három példányban. A lap profiljába nem illő kéziratokat a szerkesztők indoklással a szerzőknek visszaküldik.

A kéziratokat az alábbiak figyelembevételével kell elkészíteni:

A kézirat tagolása:

1. oldal: A cikk címe,
szerző(-k) neve,
a szerzők munkahelye, postacíme,
a dolgozat rövid címe (max. 50 karakter, szóközzel együtt),
kulcsszavak (max. hat).

és folyamatosan: Összefoglalás, Bevezetés, Anyag és módszer, Eredmények, Megvitatás, Irodalom, Idegen nyelvű összefoglaló: a dolgozat címe, a szerző(-k) neve, munkahelyi címe, a kulcsszavak, a dolgozat összefoglalója.

Az ezt követő oldalakon: táblázatok a táblázat címével együtt magyar és idegen nyelven (egyenként, külön oldalon); ábrák (egyenként, külön oldalon); ábraláírások magyar és idegen nyelven (a megfelelők egymás alatt).

Az egyes fejezetek tartalmi jellemzői:

A **Bevezetés** a munka megkezdését megelőző legfontosabb szakirodalmi, illetve a korábbi saját kutatási eredményeket foglalja össze, melyekhez szorosan kapcsolódik az ugyanacsak pontosan megfogalmazandó kutatási cél.

Az **Anyag és módszer** fejezetben részletesen kell ismertetni a felhasznált anyagokat, leírni az alkalmazott módszereket a szükséges hivatkozásokkal együtt. Itt kell leírni az alkalmazott statisztikai módszereket is.

Az **Eredmények** az elért új kutatási eredményeket tartalmazza jól áttekinthető ábrák és táblázatok alkalmazásával dokumentáltan. Kerülni kell ugyanakkor a táblázatok és ábrák körében az adatok ismétlődését, átfedéseit. Az ábrák és táblázatok csak azokat az adatokat tartalmazzák, melyek a szemléltetni kívánt jelenség, összefüggés megértéséhez feltétlenül szükségesek.

A **Megvitatás** a kapott eredményeknek a szakirodalmi, illetve saját korábbi eredményekkel való összevetését és értékelését, az új eredmények kiemelését tartalmazza. Indokolt esetben az Eredmények és az Értékelés összevonható.

Az **Összefoglalás** csak az alkalmazott módszerekre és az azok segítségével elért legfontosabb új eredményekre és következtetésekre szorítkozzék, ne tartalmazzon bevezetést, diszkussziót, irodalmi hivatkozást, ne tartalmazzon a szerzők régebbi eredményeit.



A DUNA SZLOVÁKIAI ELTERELÉSÉNEK HATÁSA AZ ALSÓ-SZIGETKÖZ CSIGOLYA BOKORFÜZESEIRE (*RUMICI CRISPI-SALICETUM PURPUREAE* KEVEY IN BORHIDI – KEVEY 1996)¹

KEVEY BALÁZS

Pécsi Tudományegyetem Növényteni Tanszék; 7624 Pécs, Ifjúság útja 6.
drótposta cím: keveyb@ttk.pte.hu

Elfogadva: 2003. február 24.

Kulcsszavak: Szigetköz, Duna elterelése, cönológia, bokorfűzes

Összefoglalás: 1992 októberében a Duna szlovákiai elterelésével a Szigetköz hullámterében jelentős változások következtek be. Az üzemvíz-csatorna torkolata előtt ugyan talajvízszint-csökkenés nem következett be, de a lelassuló Nagy-Duna a korábban lerakott kavicsstakaróra iszapos homokot terített. Jelen tanulmány az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfűzéseinek (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) – eliszapolódással kapcsolatos – változásait mutatja be, öt-öt növénycönológiai felvétel alapján. Az első öt felvétel az eredeti állapotot mutatja be, majd az újabb öt felvétel két évvel később készült ugyanazon mintaterületeken (dauerquadrat). A cönológiai táblázatok értékelése a karakterfajok, a relatív talajnedvességi értékszámok (WB) és a szociális magatartási típusok (SBT, Val) szerint történt. E csoportrészesedés- és csoporttömeg-számítások dokumentálják a társulásban bekövetkezett változást.

Bevezetés

Amikor a 1990-es évek elején a Duna szlovákiai elterelésének hírért meghallottam elhatároztam, hogy a Szigetköz fás társulásaiban bekövetkezett változásokat felmérem. A Duna 1992 októberében történt elterelését követően a Mosoni-Duna vizét – vízügyi beavatkozásokkal – viszonylag magas szintre sikerült beállítani, ezért e vízfolyást kísérő ligeterdők (főleg tölgy-kőris-szil ligetek, ritkán éger- és fűzligetek) nem károsodtak. Ugyanez mondható el a lép- és mocsárerdőkről, melyek vízszintjét az ármentett terület vízfolyásai (Mosoni-Duna, Cikolai-Holt-Duna, Nováki-csatorna, Zsejkei-csatorna stb.) biztosítják. A talajvízszint csökkenése elsősorban a Nagy-Duna hullámterének ligeterdeiben okozott nagy változást. Történtek azonban más jellegű változások is. Így az üzemvíz-csatorna torkolata környékén ugyan talajvízszint-csökkenés már nem következett be, de a lelassuló Nagy-Duna a korábban lerakott kavicsstakaróra iszapos homokot terített. Jelen tanulmány az Alsó-Szigetköz e szakaszán levő csigolya bokorfűzéseinek (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) – eliszapolódással kapcsolatos – változásait mutatja be.

¹ A kutatásokat az OTKA támogatta (T 023504, T 037632)

A kutatás módszerei

A Szigetköz ligeterdeiről és szukcessziós viszonyairól gazdag szakirodalom áll rendelkezésünkre (pl.: ZÓLYOMI 1937, KÁRPÁTI I. 1957, SIMON 1992 stb.). Ezek részletes áttekintése korábbi dolgozataimban (KEVEY 1993, 1998, 1999a) megtalálható. A Duna szlovákiai elterelésének növényzetre gyakorolt hatását egy összefoglaló jellegű tanulmányban (KEVEY 1999b) mutattam be, bár itt táblázatos eredményeket még nem ismertettem.

Jelen dolgozat alapját tíz-tíz – klasszikus módszerrel (Zürich-Montpellier) készített – cönológiai felvétel képezi. A kvadrátok nagysága 400 m². Öt felvétel a Duna elterelése előtt készült, majd – két év múlva – ugyanazon kvadrátokat ismét felvételeztem. E két felmérési sor összehasonlításával kapott eredmények dokumentálják a változásokat. A cönológiai táblázatok készítésének és elemzésének módszereit korábban már ismerttettem (vö. KEVEY 1993, 1998, 2000). A karakterfajok csoportosítására és csoporttömege számításánál Soó (1964–1980) cönológiai rendszerét és cönoszisztémáitai besorolását tartottam szem előtt. E hagyományos statisztikák mellett a BORHIDI-féle (1993, 1995) relatív talajnedvességi kategóriákkal (WB) és a szociális magatartási típusokkal (SBT) történő elemzéseket is végeztem. A fajok tudományos elnevezésénél HORVÁTH et al. (1995) nomenklatúráját követtem. A cönológiai és statisztikai táblázatokat az „NS” programmal (KEVEY és HIRMAN 2002) készítettem.

Eredmények

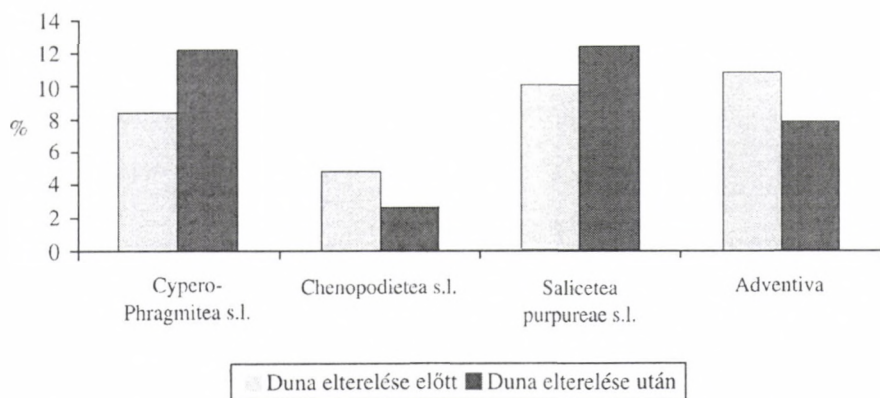
Az Ásványráró alatti „Töklevél-sziget”-en a Duna elterelése előtt gyakoriak voltak a kavicszátónyok, amelyek a csigolya bokorfüzesek (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) részére nyújtottak életteret. A Duna elterelését követően itt jelentősen megváltoztak a vízjárási viszonyok. A „Töklevél-sziget” alatt az üzemvíz-csatorna visszatér a Nagy-Dunába, visszaduzzasztva annak vízhozamát. A Nagy-Duna vize ezért ezen a szakaszon lelassul, s a korábban lerakott kaviestakaróra iszapos homokot rak le, amely megváltoztatta a csigolya bokorfüzesek élőhelyét. Amíg a kaviestakaró – gyenge víztartó képességénél fogva – apály esetén erősebben kiszárad, addig az iszapos homok alacsony vízállás esetén is mérsékelten nedves marad. A vízgazdálkodási viszonyok ezen változása azt eredményezte, hogy a csigolya bokorfüzesek állományainak faji összetétele egyre jobban kezdett hasonlítani a mandulalevelű bokorfüzesekéhez (*Polygono hydropiperi-Salicetum triandrae*), amelyben a mocsári és iszaplakó növényfajok jelentős szerepet játszanak.

A Duna elterelését követően a vizsgált bokorfüzesekben (vö. 1. táblázat) egyes növények meglepedtek, illetve állandóságuk (K értéke) megnövekedett (pl. *Alopecurus aequalis*, *Carex gracilis*, *Gnaphalium uliginosum*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha arvensis*, *Myosotis palustris*, *Poa trivialis*, *Polygonum hydropiper*, *Rumex maritimus*, *Rumex palustris*, *Salix triandra*, *Veronica scardica*). Ezzel szemben olyan fajok is akadnak, amelyek a Duna elterelését követően sokkal ritkábbá váltak, esetleg el is tűntek (pl. *Amaranthus chlorostachys*, *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex prostrata*, *Chenopodium album*, *Lycopersicon esculentum*, *Sonchus oleraceus*). Megjegyezném még, hogy a fenti növények megjelenése, vagy eltűnése feltehetően nem minden esetben az eliszapolódással kapcsolatos jelenség. Sok évi tapasztalatom, hogy a csigolya bokorfüzesek faji összetétele igen labilis, s mindig jelentősen függ az adott év ár-apály viszonyaitól. A növények meglepedése gyakran termésérés és vízjárási viszonyok függvénye. Volt pl. olyan év, hogy a *Chenopodium polyspermum*, *Chenopodium rubrum*, *Gnaphalium uliginosum* stb. fajokból a Szigetköz zátonyain egyetlen példányt sem találtam. Ugyanez érvényes a *Lycopersicon esculentum*-ra is, amely 1992-ben –

feltehetően a pozsonyi konzervgyár „ajándékaként” – tömegesen lepte el a zátonyokat, de előfordulását a következő években már nem sikerült megfigyelni.

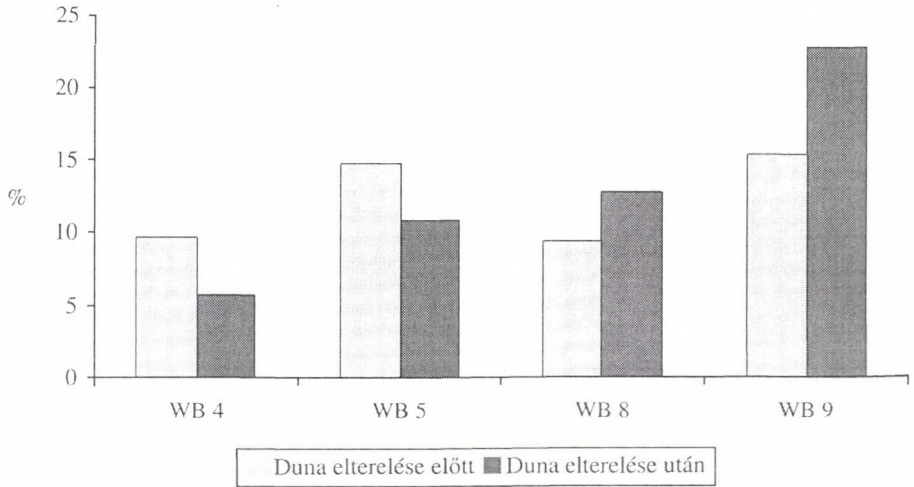
Az utóbbi évtizedben végzett kutatásaim (KEVEY 1993, 1998) során kiderült, hogy a csigolya bokorfüzesek (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) felépítésében olyan fajok is jelentős szerephez jutnak, amelyek a szegetális gyomflóra és gyomvegetáció elemei (vö. CZIMBER 1993a, 1993b; PINKE 1995, 1998, 2000a, 2000b, 2000c, 2000d, 2001). E ruderalis és szegetális növények jelenléte a csigolya bokorfüzesekben természetes jelenség. Alább a karakterfajok csoportrészesedésében (2. táblázat, 1. ábra) bekövetkezett fontosabb változásokat ismertetem. Itt jegyzem meg, hogy a csoporttömeg-számítások eredményei jelen esetben kevésbé használhatóknak bizonyultak. A vizsgált terület (Ásványráró „Töklel-sziget”) csigolya bokorfüzesében a ruderalis (pl. *Chenopodio-Scleranthea*, *Secalietea* summa, *Chenopodietea* summa) és behurcolt (*Adventiva*) elemek aránya a Duna elterelése után csökkent. Ennek oka nyilván az eliszapolódással hozható összefüggésbe, ugyanis a vízgazdálkodás szempontjából kiegyensúlyozottabb ártéri élőhelyeken az ilyen növények kisebb szerepet játszanak. Ezzel szemben a mocsári és lápréti növényzet (*Cypero-Phragmitea* summa, *Molinio-Juncetea* summa), a nedves gyomtársulások (*Bidentetea* summa), valamint a higrofil erdők (*Salicetea purpureae* summa, *Alnetea glutinosae* summa, *Alno-Padion* summa) karakterfajainál emelkedő tendencia mutatkozik, amely szintén az iszapos homok lerakódásával magyarázható. Ezt igazolja az iszaplakó növényfajok (*Nanocyperion flavescentis*) mérsékelt arányú növekedése is.

Változások olvashatók le a BORHIDI-féle (1993, 1995) relatív talajnedvességi érték-számok (WB 1–12) alakulásából (3. táblázat, 2. ábra), de itt is a csoportrészesedési adatok bizonyultak használhatóbbnak. A termőhely eliszapolódásával kapcsolatos kiegyenlített vízgazdálkodási viszonyokra utal a WB 3–6 kategóriák csökkenő, valamint a WB 7–10 kategóriák növekvő aránya. Így például a Duna elterelését követően a szárazságtűrő (WB 3: pl. *Sisymbrium loeselii*) és félszáraz termőhelyet jelző fajok (WB 4: pl.

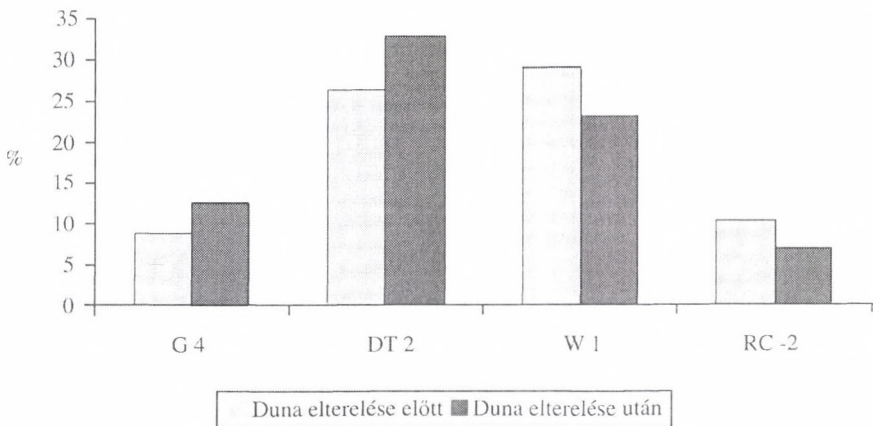


1. ábra A karakterfajok csoportrészesedése az Alsó-Szigetköz csigolya füzesében (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna szlovákiai elterelése előtt és után

Abb. 1. Gruppenanteil der Charakterarten in den Purpurweiden-Gebüsch (Rumici crispi-Salicetum purpureae) von Alsó-Szigetköz, vor der Umleitung und nach der Umleitung der Donau



2. ábra A Borhidi-féle relatív talajnedvességi értékszámok csoportrészesedése az Alsó-Szigetköz csigolya füzeseiben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna szlovákiai elterelése előtt és után
 Abb. 2. Gruppenanteil der relativen Bodenfeuchtigkeits-Wertzahlen nach Borhidi in den Purpurweiden-Gebüsch (Carduo crispi-Populetum nigrae) von Alsó-Szigetköz, vor der Umleitung und nach der Umleitung der Donau



3. ábra A Borhidi-féle szociális magatartástípusok csoportrészesedése az Alsó-Szigetköz csigolya füzeseiben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna szlovákiai elterelése előtt és után
 Abb. 3. Gruppenanteil der sozialen Benehmenstype nach Borhidi in den Purpurweiden-Gebüsch (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz, vor der Umleitung und nach der Umleitung der Donau

Amaranthus chlorostachys, *Bromus sterilis*, *Erucastrum gallicum*) háttérbe szorultak, ugyanakkor nedvesséigényes (WB 8: pl. *Alopecurus aequalis*, *Myosotis palustris*), tartósabb elárasztást elviselő (WB 9: pl. *Gnaphalium uliginosum*, *Polygonum hydropiper*, *Rumex palustris*, *Veronica scardica*) és magas talajvízszintet jelző (WB 10: pl. *Rumex hydrolapathum*) növények elszaporodtak. Itt jegyzem meg, hogy a táblázatban egy „WB Adv” sort is beillesztettem azon célból, hogy a tájidegen fajok ne befolyásolják az őshonos fajok WB értékeinek eloszlását. Az ide tartozó növényeknél a Duna elterelését követően némi csökkenő tendencia mutatkozott.

Végül a termőhelyi változásokat a BORHIDI-féle (1993, 1995) szociális magatartástípusok is kifejezik (4. táblázat, 3. ábra). Ebben az esetben is a csoportrészesedési adatok támasztják alá jobban a kapott eredményeket. Ezek szerint a Duna elterelése után a természetes gyomfajok (W: pl. *Atriplex prostrata*, *Sonchus oleraceus*), a meghonosodott idegen fajok (I: pl. *Lycopersicon esculentum*) a behurcolt jövevény fajok (A: pl. *Amaranthus chlorostachys*), a ruderalis kompetitorok (RC: pl. *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*) és az agresszív tájidegen inváziós fajok (AC: pl. *Erigeron canadensis*) aránya visszaesett, ugyanakkor a zavarástűrő természetes növényfajok (DT: pl. *Lyopus europaeus*, *Mentha arvensis*, *Poa trivialis*, *Rumex palustris*) kissé térhódítottak. Megnövekedett továbbá a természetes társulások felépítésében jelentős szerepet betöltő kompetitorok (C: pl. *Carex gracilis*, *Salix alba*) és generalisták (G: pl. *Agropyron caninum*, *Galium palustre*, *Rorippa amphibia*, *Thalictrum flavum*) aránya, s megjelent néhány specialista (S: pl. *Veronica scardica*) is. Az eliszapolódással kapcsolatos változásokat a szociális magatartási típusok értékszámával (Val) történő csoportrészesedési számítások is alátámasztják. Ezek szerint a csigolya bokorfüzesek természetességi értéke a Duna elterelésével 1,2-ről 1,8-re emelkedett. Ennek magyarázata az, hogy a jelen tanulmányban vizsgált csigolya bokorfüzesekben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) egy olyan átalakulás vette kezdetét, amely a mandulalevelű bokorfüzesek (*Polygono hydropiperi-Salicetum purpureae*) kialakulásához vezet. Előbbi asszociációban ugyanis a ruderalis és adventív elemek jelentősebb szerepet játszanak, mint utóbbiban. A két bokorfüzes társulás közötti átalakulás bizonyítéka az is, hogy a Duna elterelését követően a lerakódott iszapos homokon megjelentek a mandulalevelű bokorfüzesek felépítésében jelentős szerepet játszó *Salix triandra* és *Salix viminalis* fiatalai egyedei.

Rövidítések

Alo: *Alopecurion pratensis*, AP : *Alno-Padion*, AQ : *Aceri tatarico-Quercion*, AR : *Agropyro-Rumicion crispi*, Ar : *Artemisietea*, Ara: *Arrhenatheretea*, ArA: *Artemisio-Agropyron intermedii*, Ate: *Ahnetea glutinosae*, B1: cserjeszint, B2: újulat, Bia: *Bidentetea*, Bin: *Bidention tripartiti*, Bol: *Bolboschoenetalia*, C: gypszint, Cal: *Calystegion sepium*, CE : *Consolido-Eragrostion minoris*, Cgr: *Caricion gracilis*, Che: *Chenopodietea*, Chr: *Chenopodion rubri*, ChS: *Chenopodio-Scleranthea*, csop. rész.: csoportrészesedés, csop. töm.: csoporttömeg, Cyc: *Cynosurion cristati*, CyF: *Cynodonto-Festucion*, Des: *Deschampsion caespitosae*, Epa: *Epilobietea angustifolii*, FBt: *Festuco-Brometea*, FiC: *Filipendulo-Cirsion oleracei*, FPe: *Festuco-Puccinellietea*, FPi: *Festuco-Puccinellietalia*, Fvl: *Festucetalia valesiacae*, GA : *Galio-*

Alliarion, ined.: ineditum (kiadatlan közlés), Mag: *Magnocaricetalia*, Moa: *Molinietalia coeruleae*, MoA: *Molinio-Arrhenathera*, MoJ: *Molinio-Juncetalia*, Nc : *Nanocyperion flavescentis*, NG : *Nasturtio-Glycerietalia*, Onn: *Onopordion acanthii*, Ory: *Oryzeta sativae*, Pla: *Plantaginetea*, Pol: *Polygonion avicularis*, Pte: *Phragmitetea*, QF : *Quercus-Fagea*, Qpp: *Quercetalia pubescentis-petraeae*, S: summa (összeg), Sal: *Salicion albae*, SCn: *Scheuchzerio-Caricetalia nigrae*, Sea: *Secalietalia*, Sia: *Secalietalia*, Sio: *Sisymbrium officinalis*, Spu: *Salicetalia purpureae*, s. str: sensu stricto (szűkebb értelemben), Str: *Salicion triandrae*, Tli: *Thero-Salicornietalia*, Ulm: *Ulmion*.

Köszönetnyilvánítás

Itt mondok köszönetet azoknak a kutatóknak és más szakembereknek, akiktől munkámhoz különböző irányú szakmai segítséget, vagy egyéb támogatást kaptam: ALEXAY ZOLTÁN, BORHIDI ATTILA, CZIMBER GYULA, DOBOS PÁL, HIRMAN ANTAL, HORVÁT ADOLF OLIVÉR, KÁRPÁTI LÁSZLÓ, KOLTAI GÁBOR, SZABÓ LÁSZLÓ GY.

IRODALOM – REFERENCES

- BORHIDI A. 1993: A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai. Janus Pannonius Tudományegyetem, Pécs, 95 pp.
- BORHIDI A. 1995: Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Bot. Hung.* 39: 97–181.
- BORHIDI A., KEVEY B. 1996: An annotated checklist of the Hungarian plant communities II. The forest communities. In: Critical revision of the Hungarian plant communities (Ed.: BORHIDI A.), Janus Pannonius University, Pécs, pp. 95–138.
- CZIMBER GY. 1993a: Északnyugat-Magyarország szegetális gyomvegetációja I. A Szigetköz búzavetéseinek gyomnövényzete. *Növénytermelés* 42: 143–154.
- CZIMBER GY. 1993b: Északnyugat-Magyarország szegetális gyomvegetációja II. A Szigetköz kukoricavetéseinek gyomnövényzete. *Növénytermelés* 42: 241–252.
- HORVÁTH F., DOBOLYI Z. K., MORSCHHAUSER T., LÖKÖS L., KARAS L., SZERDAHELYI T. 1995: Flóra adatbázis 1.2. Vácrátót, 267 pp.
- KÁRPÁTI I. 1957: A hazai Duna-ártér erdei. Kandidátusi értekezés (kézirat).
- KEVEY B. 1993: A Szigetköz ligeterdeinek összehasonlító-ökológiai vizsgálata. Kandidátusi értekezés (kézirat).
- KEVEY B. 1998: A Szigetköz erdeinek szukcessziós viszonyai. *Kitaibelia* 3: 47–63.
- KEVEY B. 1999a: A szigetköz erdei I. Ligeterdők. *Moson Megyei Műhely* 2(1): 59–82.
- KEVEY B. 1999b: A Duna szlovákiai elterelésének hatása a Szigetköz növényvilágára. *Moson Megyei Műhely* 2(2): 75–95.
- KEVEY B. 2000: A Szigetköz erdei. Habilitációs értekezés (kézirat), Pécs.
- KEVEY B., HIRMAN A. 2002: "NS" számítógépes ökológiai programcsomag. In: Aktuális flóra- és vegetációkutatások a Kárpát-medencében V. Pécs, 2002. március 8–10. Előadás- és Poszter Összefoglalók, p. 74.
- PINKE GY. 1995: The significance of unsprayed field edges as refugia for rare arable plants. *Acta Agr. Óváriensis* 37: 1–11.
- PINKE GY. 1998: Adatok a Mosoni-síkság és a Szigetköz gyomflórájának ismeretéhez. *Kitaibelia* 3: 105–108.
- PINKE GY. 2000a: A vetett növény és a differenciális fajok jelentősége a gyomtársulások leírásában. *Kitaibelia* 5: 319–330.
- PINKE GY. 2000b: Extenzív szántók gyomökológiai vizsgálata a Kisalföldön. Doktori (PhD) értekezés tézisei. Pécs – Mosonmagyaróvár, 10 pp.
- PINKE GY. 2000c: Gyomvegetáció-vizsgálatok a Kisalföldön külterjes termelési viszonyok mellett I. Kalászos vetések és elsőéves parlagok. *Növénytermelés* 49: 607–621.
- PINKE GY. 2000d: Die Ackerwildkraut-Gesellschaften extensiv bewirtschafteter Felder in der Kleinen Ungarischen Tiefebene. *Tuexenia* 20: 335–364.

- PINKE GY. 2001: Gyomvegetáció-vizsgálatok a Kisalföldön külterjes termelési viszonyok mellett II. Tarlók, kapáskultúrák; életforma- és flóraelem-vizsgálatok. *Növénytermelés* 50: 17–29.
- SIMON T. 1992: A Szigetköz növénytársulásai és azok természetessége. *Természetvédelmi Közlem.* 2: 43–55.
- Soó R. 1964, 1966, 1968, 1970, 1973, 1980: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I–VI., Budapest.
- ZÓLYOMI B. 1937: A Szigetköz növénytani kutatásának eredményei. *Bot. Közlem.* 34: 169–192.

WIRKUNG DER SLOWAKISCHEN DONAU-UMLEITUNG AUF DIE PURPURWEIDEN-GEBÜSCHE
(*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) IN ALSÓ-SZIGETKÖZ

B. Kevey

Lehrstuhl für Botanik der Universität Pécs
H-7624 Pécs, Ifjúság útja 6.
drótposta cím: keveyb@ttk.pte.hu

Angenommen: 24 February 2003

Schlüsselworte: Szigetköz, Donau-Umleitung, Pflanzensoziologie, Weidengebüsch

Mit der slowakischen Umleitung der Donau im Oktober 1992 sind im Deichvorland der Schüttinsel (Szigetköz) bedeutende Veränderungen eingetreten. Obwohl das Grundwasserniveau vor der Mündung des Werkkanals nicht gesunken ist, hat die sich verlangsamende Große Donau schlammigen Sand auf die früher abgelagerte Schrotterdecke gelegt. In dieser Studie werden die mit der Verschlammung in Verbindung stehenden Veränderungen der Purpurweiden-Gebüsche (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) aufgrund je 5 pflanzenzöologischen Aufnahmen präsentiert. Die ersten 5 Aufnahmen zeigen den ursprünglichen Zustand, bis die anderen 5 Aufnahmen auf den gleichen Dauerquadraten 5 Jahre später gemacht wurden. Die zöologischen Tabellen wurden nach Charakterarten, relativen Bodenfeuchtigkeits-Wertzahlen (WB) und sozialen Benennstypen (SBT, Val) analysiert. Diese Gruppenanteil- und Gruppenmengen-Rechnungen dokumentieren die Veränderungen in der Assoziation.

I. táblázat
Tabelle I

Az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfűzesei (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna elterelése előtt és után
Purpurweiden-Gebüsche (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz vor und nach der Umlenkung der Donau

	A Duna elterelése előtt							A Duna elterelése után						
	1	2	3	4	5	A-D	%	1	2	3	4	5	A-D	%
Phragmitetea														
<i>Carex riparia</i> (Mag, Cgr, MoJ, Sal, Ate)	C	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	II 40
<i>Epilobium hirsutum</i> (Fic, Cal, Bia)	C	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	I 20
<i>Epilobium parviflorum</i> (NG, MoJ, Moa, Ate)	C	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	I 20
<i>Lycopus europaeus</i> (Moa, Cal, Bia, Spu, Ate)	C	-	-	+	+	+	II 40	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Myosotis palustris</i> (MoJ, Spu, Ate, Cal)	C	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	III 60
<i>Phalaroides arundinacea</i> (Des)	C	2	2	3	2	2-3	V 100	2	2	3	3	2	2-3	V 100
<i>Phragmites australis</i> (MoJ, FPe, Spu, Ate)	C	-	+	1	+	+	IV 80	-	+	2	+	+	+	IV 80
<i>Poa palustris</i> (MoJ, Des, Spu, Ate, AP)	C	1	2	1	1	+	V 100	1	2	1	1	1	+	V 100
<i>Rorippa amphibia</i> (Pla, Spu, Ate)	C	-	+	2	1	+	IV 80	+	1	2	1	1	+	V 100
<i>Rumex hydrolapathum</i> (Ate)	C	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	I 20
<i>Rumex palustris</i> (Bia, Pla)	C	+	-	+	+	+	III 60	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Solanum dulcamara</i> (Cal, Bia, Spu, Ate, AP)	C	+	+	+	+	+	IV 80	+	+	+	+	-	+	IV 80
<i>Stachys palustris</i> (Moa, Cal, Bin, Spu, Ate)	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	I 20
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> (NG, Ne, Bia)	C	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	II 40
Nasturtio-Glycerietalia (incl. Glycerio-Sparganion)														
<i>Veronica scardica</i>	C	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	III 60
Caricion gracilis														
<i>Carex gracilis</i> (Pte, Mag, MoJ, Ate, AP)	C	-	+	-	+	+	II 40	+	+	+	+	+	+	V 100
Nanocyperion flavescens														
<i>Gnaphalium uliginosum</i> (Sea, Bia)	C	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	III 60
Molinio-Arrhenathera														
<i>Achillea millefolium</i> s.str. (Ara)	C	-	-	+	+	+	II 40	-	-	-	-	-	-	-
<i>Poa pratensis</i> s.str. (Qpp)	C	+	+	-	-	+	II 40	+	+	-	-	-	+	II 40
<i>Poa trivialis</i> (Pte, Spu, Ate, AP)	C	-	-	1	+	+	III 60	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Rumex crispus</i> (Mag, Cal, Bia, Pla, AR)	C	+	+	1	+	+	V 100	+	+	1	+	+	+	V 100
Molinio-Juncetea														
<i>Deschampsia caespitosa</i> (Des, Sal, Ate, AP)	C	+	1	-	+	+	IV 80	+	1	+	+	+	+	V 100
<i>Symphlytum officinale</i> (Pte, Cal, Spu, Ate, AP)	C	-	-	+	-	+	I 20	-	-	+	-	+	+	II 40

I. táblázat folytatása
Tabelle 1 Forts.

Az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfűzése (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) a Duna elterelése előtt és után
Purpurweiden-Gebüsche (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz vor und nach der Umleitung der Donau

	A Duna elterelése előtt							A Duna elterelése után								
	I	2	3	4	5	A-D	K	%	I	2	3	4	5	A-D	K	%
Molinietalia coeruleae																
<i>Angelica sylvestris</i> (Mag,Atc,AP)	C	-	+	-	-	+	I	20	-	+	-	-	-	+	I	20
Cynosurion cristati																
<i>Cirsium vulgare</i> (CyF,Che,Ar,Epa)	C	-	+	-	-	+	I	20	-	+	-	-	-	+	I	20
Chenopodio-Scleranthea																
<i>Amaranthus chlorostachys</i> (Sia)	C	-	+	+	-	+	III	60	-	-	+	-	-	+	I	20
<i>Amaranthus retroflexus</i> (CE)	C	+	+	+	+	+	V	100	-	+	+	-	+	+	III	60
<i>Artemisia vulgaris</i> (Ar,Cal,Bia,Pla)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
<i>Atriplex prostrata</i> (Bia,Pla)	C	+	+	+	+	+	V	100	-	+	-	+	+	+	III	60
<i>Bromus sterilis</i> (Che)	C	-	-	+	+	+	II	40	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (CyF)	C	+	+	+	+	+	IV	80	+	+	+	+	-	+	III	60
<i>Chenopodium album</i> (CyF)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	-	+	+	+	+	IV	80
<i>Chenopodium polyspermum</i> (Bia,Chr)	C	+	+	+	+	+	IV	80	-	+	+	-	+	+	III	60
<i>Lactuca serriola</i>	C	-	-	-	+	+	I	20	-	-	-	-	+	+	I	20
<i>Matricaria maritima</i> ssp. <i>inodora</i> (FPe)	C	+	+	+	+	+	V	100	-	+	+	+	+	+	IV	80
<i>Poa annua</i> (Pol)	C	+	+	-	-	+	II	40	-	+	-	-	-	+	I	20
<i>Solanum nigrum</i> (Che)	C	-	-	-	-	+	I	20	-	-	-	+	-	+	I	20
<i>Sonchus oleraceus</i>	C	+	+	-	+	+	III	60	-	-	-	+	-	+	I	20
<i>Tanacetum vulgare</i> (Ar,Cal,Bia)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
Secalietea																
<i>Artemisia annua</i> (Bia)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
<i>Chaenorrhinum minus</i> (Epa)	C	+	+	-	-	+	II	40	-	+	-	-	-	+	I	20
<i>Lamium purpureum</i> (Che)	C	-	-	-	+	+	I	20	-	-	-	-	+	+	I	20
<i>Papaver rhoeas</i>	C	+	+	-	-	+	II	40	-	+	-	-	-	+	I	20
Chenopodietea																
<i>Arctium lappa</i> (Ar,Pla,Spu)	C	-	-	-	+	+	I	20	+	-	-	-	+	+	II	40
<i>Artemisia absinthium</i> (FvI,ArA,Onn,Ar)	C	-	-	-	+	+	I	20	-	-	-	-	+	+	I	20
<i>Chenopodium ambrosioides</i> (Bia)	C	-	-	+	+	+	II	40	-	-	-	+	-	+	I	20
<i>Erucastrum gallicum</i> (Cal)	C	+	-	-	+	+	II	40	-	-	-	-	-	-	-	-

1. táblázat folytatása
Tabelle 1 Forts.

Az Alsó-Szigetköz bokorfüzesséi (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) a Duna elterelése előtt és után
Purpurweiden-Gebüsche (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz vor und nach der Umleitung der Donau

	A Duna elterelése előtt										A Duna elterelése után					
	1	2	3	4	5	A-D	K	%	1	2	3	4	5	A-D	K	%
<i>Sisymbrium loeselii</i> (Sio)	C	+	+	+	+	+	IV	80	-	-	+	-	-	+	I	20
Artemisiaetia (incl. Artemisiaetia et Arction lappae)																
<i>Tussilago farfara</i> (FiC,Epa)	C	+	-	-	-	+	I	20	+	+	-	-	-	+	II	40
Calystegion sepium																
<i>Barbarea stricta</i>	C	-	-	+	-	+	I	20	-	-	-	+	-	+	I	20
<i>Barbarea vulgaris</i> (Bia,AR)	C	+	+	+	+	+	IV	80	+	+	+	-	+	+	IV	80
<i>Erysimum cheiranthoides</i> (Che)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
<i>Myosoton aquaticum</i> (Pte,Spu,Ate,AP)	C	-	+	+	+	+	IV	80	+	+	+	+	+	+	V	100
<i>Rumex obtusifolius</i> (Sal,AP)	C	+	+	I	+	+1	V	100	+	+	I	+	I	+1	V	100
Bidentetia (incl. Bidentetia)																
<i>Alopecurus aequalis</i>	C	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	III	60
<i>Bidens tripartita</i> (Pte,Nc,Sea,Sal)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
<i>Chenopodium rubrum</i> (Bol,Chr)	C	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
<i>Polygonum hydropiper</i> (Nc,Bin,Spu,Ate,AP)	C	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	IV	80
<i>Polygonum mite</i> (Alo,Bin,Spu,AP)	C	+	+	+	I	+1	V	100	+	+	+	+	I	+1	V	100
<i>Rorippa palustris</i> (Cal)	C	-	-	+	+	+	III	60	-	-	+	+	+	+	III	60
<i>Rumex maritimus</i> (Bin,Pla)	C	-	-	+	-	+	I	20	+	-	I	+	+	+1	IV	80
Plantagineetia (incl. Plantagineetia majoris)																
<i>Rumex conglomeratus</i> (Nc,Cal,Bia,AR)	C	-	+	-	-	+	I	20	-	+	-	-	-	+	I	20
Epilobietea angustifolii (incl. Epilobietalia)																
<i>Epilobium lanceolatum</i> (FiC)	C	-	+	+	+	+	IV	80	-	+	-	+	+	+	III	60
Quercio-Fagea																
<i>Clematis vitalba</i>	B2	-	+	+	-	+	I	20	-	-	+	-	-	+	I	20
<i>Scrophularia nodosa</i> (GA,Epa)	C	-	+	+	-	+	II	40	-	+	+	-	-	+	II	40
Salicetea purpureae (incl. Salicetalia purpureae)																
<i>Populus nigra</i>	B1	+	+	-	+	+	III	60	+	+	+	+	+	+	V	100
	B2	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100
	S	+	+	+	+	+	V	100	+	+	+	+	+	+	V	100

1. táblázat folytatása
Tabelle 1 Forts.

Az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfüzesei (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) a Duna elterelése előtt és után
Purpurweiden-Gebüsche (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz vor und nach der Umleitung der Donau

	A Duna elterelése előtt										A Duna elterelése után									
	1	2	3	4	5	A-D	K	%			1	2	3	4	5	A-D	K	%		
Salicion triandrae																				
<i>Salix purpurea</i> (Cal)	B1	3	2	1	1	2	1-3	V	100		3	2	1	1	2	1-3	V	100		
	B2	+	1	+	+	-	+1	IV	80		+	1	+	+	-	+1	IV	80		
	S	3	2	1	1	2	1-3	V	100		3	2	1	1	2	1-3	V	100		
<i>Salix triandra</i> (Cal)	B1	-	-	-	-	1	1	I	20		-	-	-	-	1	1	I	20		
	B2	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	40		
	S	-	-	-	-	1	1	I	20		-	-	-	+	1	+1	III	60		
<i>Salix viminalis</i>	B2	-	-	-	-	-	-	-	-		-	+	-	+	-	+	II	40		
Salicion albae																				
<i>Agropyron caninum</i> (Ulm,Qpp)	C	+	+	-	-	-	+	II	40		+	+	-	+	-	+	III	60		
<i>Carduus crispus</i> (Cal)	C	-	+	-	-	+	+	II	40		-	+	+	+	+	+	IV	80		
<i>Cucubulus baccifer</i> (Cal,Ulm)	C	-	-	-	-	-	-	-	-		-	+	-	-	-	-	II	40		
<i>Humulus lupulus</i> (Cal,Ate,AP)	C	+	+	-	-	-	+	II	40		+	+	-	-	+	+	III	60		
<i>Salix alba</i> (AP,Cal)	B1	3	4	4	4	4	3-4	V	100		3	4	4	4	4	3-4	V	100		
	B2	+	1	1	1	1	+1	V	100		+	+	+	+	+	+	V	100		
	S	3	4	4	4	4	3-4	V	100		3	4	4	4	4	3-4	V	100		
Alno-Padion																				
<i>Populus alba</i> (Sal,AQ)	B1	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	+	-	-	+	I	20		
	B2	-	+	+	+	-	+	III	60		-	+	+	+	-	+	III	60		
	S	-	+	+	+	-	+	III	60		-	+	+	+	-	+	III	60		
Indifferens																				
<i>Agrostis stolonifera</i> (Pte,Mol,FPe,Bia,Pla)	C	+	1	2	1	1	+2	V	100		1	1	2	1	1	1-2	V	100		
<i>Chenopodium glaucum</i> (ChS,Nc,Tli)	C	+	+	-	-	-	+	II	40		+	+	-	-	-	+	II	40		
<i>Cirsium arvense</i> (Nc,ChS,Epa)	C	+	+	+	+	+	+	V	100		+	+	+	+	+	+	V	100		
<i>Echinochloa crus-galli</i> (Nc,ChS,Ory,Che)	C	+	+	+	+	+	+	V	100		+	+	+	+	+	+	V	100		
<i>Equisetum arvense</i> (MoA,Sea,Sal,Ate,AP)	C	-	-	+	-	-	+	I	20		-	-	+	-	+	+	II	40		
<i>Gadium aparine</i> (Sea,Epa,QF)	C	-	-	-	+	-	+	I	20		-	-	-	+	-	+	I	20		
<i>Glechoma hederacea</i> s.str. (MoA,QF,Sal,AP)	C	-	-	-	+	-	+	I	20		-	-	-	+	+	+	I	20		
<i>Inula britannica</i> (Nc,Mol,FPe,Bia,Pla)	C	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	+	+	II	40		

1. táblázat folytatása
Tabelle I Forts.

Az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfűzesei (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna elterelése előtt és után
Purpururweiden-Gebüsche (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz vor und nach der Umleitung der Donau

	A Duna elterelése előtt							A Duna elterelése után						
	1	2	3	4	5	A-D	%	1	2	3	4	5	A-D	%
<i>Juncus compressus</i> (Pte, Nc, Des, FPi, Pla)	C	+	-	-	-	+	40	+	+	-	-	+	+	III 60
<i>Lolium perenne</i> (Ara, Cyc, ChS, Pla)	C	-	-	+	-	+	20	-	-	-	+	-	+	I 20
<i>Lysimachia vulgaris</i> (AP, Pte, SCn, Mol, Sal)	C	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	I 20
<i>Lythrum salicaria</i> (Pte, Mol, Bia, Spu, Ate)	C	+	-	-	+	+	40	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Mentha arvensis</i> (Pte, Moa, Sea, Pla)	C	-	+	-	-	+	20	+	+	+	+	+	+	IV 80
<i>Mentha longifolia</i> (NG, FIC, Cal, Bia, Pla)	C	-	+	-	-	+	20	-	+	-	-	+	+	II 40
<i>Plantago major</i> (Pla)	C	+	+	+	+	+	100	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Polygonum lapathifolium</i> (Pte, Nc, ChS, Bia, Str)	C	+	+	+	1	+1	100	+	+	+	+	1	+1	V 100
<i>Potentilla reptans</i> (Mag, MoA, FPi, Bia, Pla)	C	-	+	-	-	+	20	-	-	+	-	-	+	I 20
<i>Ranunculus repens</i> (Pte, MoA, ChS, Spu, Ate)	C	-	+	+	+	+	60	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Rorippa sylvestris</i> ssp. <i>sylvestris</i> (Nc, Des, ChS, AR, Spu)	C	2	1	+	2	+2	100	2	1	+	2	2	+2	V 100
<i>Rubus cuneatus</i> (Spu)	B2	-	-	-	+	+	40	+	+	-	+	+	+	IV 80
<i>Taraxacum officinale</i> (MoA, FPe, CyF, ChS)	C	+	+	+	+	+	100	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Urtica dioica</i> (Ar, GA, Epa, Spu)	C	+	+	+	+	+	100	+	+	+	+	+	+	V 100
<i>Verbascum phlomoides</i> (FBt, Sea, Che)	C	+	+	-	-	+	40	-	+	-	-	-	+	I 20
Adventiva (incl. Culta, Subspontanea et Indigena)														
<i>Acer negundo</i>	B1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	I 20
	B2	-	+	+	-	+	60	-	+	+	+	-	+	III 60
	S	-	+	+	-	+	60	-	+	+	+	-	+	III 60
<i>Aster x salignus</i>	C	1	1	2	1	1-2	100	1	1	2	1	1	1-2	V 100
<i>Erigeron canadensis</i>	C	+	+	+	+	+	100	-	+	+	+	+	+	IV 80
<i>Lycopersicon esculentum</i>	C	+	+	+	+	+	100	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solidago gigantea</i> ssp. <i>serotina</i>	C	+	+	+	+	+	80	+	+	+	+	-	+	IV 80
<i>Stenactis annua</i>	C	+	+	-	+	+	80	+	+	-	+	+	+	IV 80
<i>Xanthium italicum</i>	C	+	-	+	+	+	80	+	-	+	+	+	+	IV 80

I. táblázat folytatása
Tabelle I Forts.

Az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfűzése (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) a Duna elterelése előtt és után
Purpurweiden-Gebüsche (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz vor und nach der Umleitung der Donau

	A Duna elterelése előtt					A Duna elterelése után				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Minta felvételi sorszáma	909	910	911	912	913	919	920	921	922	923
Felvételi évszám 1.	1991	1991	1991	1991	1991	1993	1993	1993	1993	1993
Felvételi időpont 1.	04.16	04.16	04.16	04.16	04.16	08.25	08.25	08.25	08.25	08.25
Felvételi évszám 2.	1992	1992	1992	1992	1992	1994	1994	1994	1994	1994
Felvételi időpont 2.	08.27	08.17	08.17	08.17	08.17	04.26	04.26	04.26	04.26	04.26
Tengerszint feletti magasság (m)	113	113	113	113	113	113	113	113	113	113
Kitettség	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lejtőszög (fok)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cserjeszint borítása (%)	75	70	60	75	70	80	80	70	80	80
Újulat borítása (%)	1	5	5	3	3	1	3	2	2	1
Gyepszint borítása (%)	30	40	70	60	50	40	40	80	65	50
Cserjeszint magassága (cm)	200	200	150	200	150	250	250	200	250	200
Felvételi terület nagysága (m ²)	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400

Felvétel helye (a Duna elterelése előtt és után): 1-5: Ásványráró „Töklevel-sziget”.
Alapkőzet (a Duna elterelése előtt): 1-5: kavics és durva homok.
Alapkőzet (a Duna elterelése után): 1-5: kavics és iszapos homok.
Talajtípus (a Duna elterelése előtt): 1-5: az alapkőzetnek megfelelő nyers öntéskavics és durva homok, amely még nem fejlődött talajjá.
Talajtípus (a Duna elterelése után): 1-5: az alapkőzetnek megfelelő nyers öntéskavics és iszapos homok, amely még nem fejlődött talajjá.
Felvételt készítette (a Duna elterelése előtt és után): 1-5: KEVEY (néd.)

2. táblázat
Tabelle 2

A karakterfajok csoportrészesedése és csoporttömege az Alsó-Szigetköz csigolya fűzeseiben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*)
a Duna szlovákiai elterelése előtt (1) és után (2)
Gruppenanteil und Gruppenmenge der Charakterarten in den Purpurweiden-Gebüschsen (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*)
von Alsó-Szigetköz vor der Umleitung (1) und nach der Umleitung (2) der Donau

	csoportrészesedés		csoporttömeg	
	1	2	1	2
Cypero-Phragmitica				
PHRAGMITETEA	0,0	0,0	0,0	0,0
Bolboschoenetalia (incl. Bolboschoenion)	4,7	6,4	10,2	10,8
Nasturtio-Glycietalia (incl. Glycieto-Sparganion)	0,6	0,5	0,1	0,1
Magnocaricetalia (incl. Magnocaricion)	0,1	1,3	0,0	0,2
<i>Caricion gracilis</i>	0,6	0,8	0,2	0,2
Magnocaricetalia summa	0,1	0,4	0,0	0,1
PHRAGMITETEA summa	0,7	1,2	0,2	0,3
ISOËTO-NANOJUNCETEA (incl. Nanocyperetalia)	6,1	9,4	10,5	11,4
<i>Nanocyperion flavescens</i>	0,0	0,0	0,0	0,0
ISOËTO-NANOJUNCETEA (incl. Nanocyperetalia) summa	2,1	2,7	1,4	1,5
Cypero-Phragmitica summa	2,1	2,7	1,4	1,5
Oxycocco-Caricea nigrae	8,2	12,1	11,9	12,9
SCHEUCHZERIO-CARICETEA NIGRAE (incl. Scheuchzerio-Caricetalia nigrae)	0,0	0,0	0,0	0,0
Oxycocco-Caricea nigrae summa	0,0	0,1	0,0	0,0
Molinio-Arrhenathera	2,0	1,7	0,5	0,7
MOLINIO-JUNCETEA	1,5	2,2	1,3	1,8
Molinetalia coeruleae	0,3	0,7	0,1	0,1
<i>Deschampsion caespitosae</i>	1,9	1,8	9,5	9,0
<i>Filipendulo-Cirsion oleracei</i>	0,9	0,9	0,2	0,2
<i>Alopecurion pratensis</i>	0,4	0,3	0,1	0,1
Molinetalia coeruleae summa	3,5	3,7	9,9	9,4
MOLINIO-JUNCETEA summa	5,0	5,9	11,2	11,2
ARRHENATHERETEA (incl. Arrhenatheretalia)	0,4	0,1	0,1	0,0
<i>Cynosurion cristati</i>	0,1	0,1	0,0	0,0
ARRHENATHERETEA (incl. Arrhenatheretalia) summa	0,5	0,2	0,1	0,0
Molinio-Arrhenathera summa	7,5	7,8	11,8	11,9

2. táblázat folytatása
Tabelle 2 Forts.

A karakterfajok csoportrészesedése és csoporttömege az Alsó-Szigetköz csigolya fűzéseiben (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*)
a Duna szlovákiai elterelése előtt (1) és után (2)
Gruppenanteil und Gruppenmenge der Charakterarten in den Purpurweiden-Gebüsch (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*)
von Alsó-Szigetköz vor der Umleitung (1) und nach der Umleitung (2) der Donau

	csoportrészesedés		csoporttömeg	
	1	2	1	2
Puccinellio-Salicornea				
THERO-SALICORNIEA	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Thero-Salicornietalia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0
THERO-SALICORNIEA summa	0,2	0,2	0,0	0,0
FESTUCO-PUCCINELLIETEA	1,8	1,6	0,0	0,0
Festuco-Puccinellietalia	0,2	0,2	0,9	1,2
FESTUCO-PUCCINELLIETEA summa	2,0	1,8	0,0	0,0
Puccinellio-Salicornea summa	2,2	2,0	0,9	1,2
Festuco-Bromea	0,0	0,0	0,0	0,0
FESTUCO-BROMETEA	0,2	0,1	0,0	0,0
Festucetalia valesiacae	0,1	0,1	0,0	0,0
<i>Festucion rupicolae</i>	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cynodontio-Festucion</i>	0,0	0,0	0,0	0,0
Festucion rupicolae summa	2,0	1,5	0,4	0,3
Festucetalia valesiacae summa	2,0	1,5	0,4	0,3
FESTUCO-BROMETEA summa	2,1	1,6	0,4	0,3
Festuco-Bromea summa	2,3	1,7	0,4	0,3
Chenopodio-Scleranthea	2,3	1,7	0,4	0,3
Chenopodio-Scleranthea summa	10,3	6,7	2,9	2,3
SECALIETEA	2,9	2,6	0,5	0,5
Secalietalia	0,5	0,2	0,1	0,0
Eragrostetalia	0,0	0,0	0,0	0,0
Eragrostetalia minoris	0,0	0,0	0,0	0,0
Consolido-Eragrostion minoris	0,9	0,5	0,2	0,1
Eragrostetalia summa	0,9	0,5	0,2	0,1
SECALIETEA summa	4,3	3,3	0,8	0,6
ORYZETEA SATIVAE (incl. Oryzetalia et <i>Oryzion sativae</i>)	0,4	0,3	0,1	0,1
CHENOPODIETEA	3,8	2,1	0,7	0,4
Sisymbrietalia	0,0	0,0	0,0	0,0

2. táblázat folytatása
Tabelle 2 Forts.

A karakterfajok csoportrészesedése és csoporttömege az Alsó-Szigetköz csigolya füzeseiben (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*)
a Duna szlovákiai elterelése előtt (1) és után (2)
Gruppenanteil und Gruppenmenge der Charakterarten in den Purpurweiden-Gebüsch (*Rumici crisp-Salicetum purpureae*)
von Alsó-Szigetköz vor der Umleitung (1) und nach der Umleitung (2) der Donau

	csoportrészesedés		csoporttömeg	
	1	2	1	2
<i>Sisymbrium officinalis</i>	0,7	0,2	0,1	0,0
<i>Artemisia-Agropyron intermedia</i>	0,1	0,1	0,0	0,0
Sisymbrietalia summa	0,8	0,3	0,1	0,0
Onopordetalia	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Onopordion acanthii</i>	0,1	0,1	0,0	0,0
Onopordetalia summa	0,1	0,1	0,0	0,0
CHENOPODIETEA summa	4,7	2,5	0,8	0,4
ARTEMISIETEA (incl. <i>Artemisietalia</i> et Arction lappae)	1,5	1,5	0,3	0,3
GALIO-URTICETEA (incl. <i>Calystegietalia sepium</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Galio-Alliarion</i>	0,6	0,5	0,1	0,1
<i>Calystegion sepium</i>	7,4	7,8	18,7	17,8
GALIO-URTICETEA (incl. <i>Calystegietalia sepium</i>) summa	8,0	8,3	18,8	17,9
BIDENTETEA (incl. <i>Bidentetalia</i>)	7,5	8,9	2,0	2,5
<i>Bidenton tripartiti</i>	0,5	1,0	0,2	0,4
<i>Chenopodium rubri</i>	1,1	0,8	0,2	0,2
<i>Chenopodium</i> summa	9,1	10,7	2,4	3,1
PLANTAGINETEA (incl. <i>Plantaginietalia majoris</i>)	3,8	4,3	1,9	2,1
<i>Agropyro-Rumicion crispi</i>	1,1	1,0	1,3	1,2
<i>Polygonion avicularis</i>	0,4	0,2	0,1	0,0
PLANTAGINETEA (incl. <i>Plantaginietalia majoris</i>) summa	5,3	5,5	3,3	3,3
EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII (incl. <i>Epilobietalia</i>)	2,4	1,9	0,4	0,4
Chenopodio-Scleranthea summa	46,0	40,7	29,8	28,4
Quercio-Fagea	0,8	0,7	0,1	0,1
SALICETEA PURPUREAE (incl. <i>Salicetalia purpureae</i>)	5,4	6,4	3,3	4,1
<i>Salicion triandrae</i>	1,4	2,2	5,1	5,0
<i>Salicion albae</i>	3,1	3,7	13,2	12,6
SALICETEA PURPUREAE (incl. <i>Salicetalia purpureae</i>) summa	9,9	12,3	21,6	21,7

2. táblázat folytatása
Tabelle 2 Forts.

A karakterfajok csoportrészesedése és csoporttömege az Alsó-Szigetköz csigolya fűzeseiben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*)
a Duna szlovákiai elterelése előtt (1) és után (2)
Gruppenanteil und Gruppenmenge der Charakterarten in den Purpurweiden-Gebüschten (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*)
von Alsó-Szigetköz vor der Umleitung (1) und nach der Umleitung (2) der Donau

	csoportrészesedés		csoporttömeg	
	1	2	1	2
ALNETEA GLUTINOSAE	2,9	4,4	1,8	2,7
CARPINO-FAGETEA (incl. Fagetalia)	0,0	0,0	0,0	0,0
Alno-Padion	3,8	4,2	13,9	13,5
Ulmion	0,2	0,5	0,0	0,1
Alno-Padion summa	4,0	4,7	13,9	13,6
CARPINO-FAGETEA (incl. Fagetalia) summa	4,0	4,7	13,9	13,6
QUERCETEA PUBESCENTIS-PETRAEAE	0,6	0,6	0,1	0,1
Quercetalia pubescentis-petraeae	0,0	0,0	0,0	0,0
Aceri tatarico-Quercion	0,4	0,3	0,1	0,1
Quercetalia pubescentis-petraeae summa	0,4	0,3	0,1	0,1
QUERCETEA PUBESCENTIS-PETRAEAE summa	1,0	0,9	0,2	0,2
Quercetalia pubescentis-petraeae summa	18,6	23,0	37,6	38,3
Indifferens	4,9	5,4	2,4	2,5
Adventiva (incl. Culta, Spontanea et Indigena)	10,7	7,6	5,1	4,5

3. táblázat
Tabelle 3

A BORHIDI-féle relatív talajnedvességi értékszámok (WB 1-12) csoportrészesedése és csoporttömege az Alsó-Szigetköz csigolya füzeseiben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna szlovákiai elterelése előtt (1) és után (2)

Gruppenanteil und Gruppenmenge der relativen Bodenfeuchtigkeits-Wertzahlen (WB 1-12) nach BORHIDI in den Purpurweiden-Gebüsch (*Carduo crispi-Populetum nigrae*) von Alsó-Szigetköz vor der Umleitung (1) und nach der Umleitung (2) der Donau

		csoportrészesedés		csoporttömeg	
		1	2	1	2
WB	1	0,0	0,0	0,0	0,0
WB	2	0,0	0,0	0,0	0,0
WB	3	1,8	0,6	0,3	0,1
WB	4	9,6	5,7	1,8	1,1
WB	5	14,6	10,8	2,7	2,1
WB	6	22,1	18,4	5,0	4,5
WB	7	13,6	17,7	6,0	8,8
WB	8	9,3	12,7	8,0	8,4
WB	9	15,4	22,8	67,8	65,5
WB	10	2,9	3,8	3,4	5,2
WB	11	0,0	0,0	0,0	0,0
WB	12	0,0	0,0	0,0	0,0
WB	Adv	10,7	7,6	5,1	4,5
WB	Val	6,6	7,1	8,4	8,5

4. táblázat
Tabelle 4

A BORHIDI-féle szociális magatartástípusok csoportrészesedése és csoporttömege az Alsó-Szigetköz csigolya füzeseiben (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) a Duna szlovákiai elterelése előtt (1) és után (2)

Gruppenanteil und Gruppenmenge der sozialen Benehmenstype nach BORHIDI in den Purpurweiden-Gebüsch (*Rumici crispi-Salicetum purpureae*) von Alsó-Szigetköz, vor der Umleitung (1) und nach der Umleitung (2) der Donau

		csoportrészesedés		csoporttömeg	
		1	2	1	2
S	6	0,0	1,6	0,0	0,3
Su	10	0,0	0,0	0,0	0,0
Sr	8	0,0	0,0	0,0	0,0
C	5	12,1	13,3	52,3	51,4
Cu	9	0,0	0,0	0,0	0,0
Cr	7	0,0	0,0	0,0	0,0
G	4	8,6	12,3	22,2	22,1
Gu	8	0,0	0,0	0,0	0,0
Gr	6	0,0	0,0	0,0	0,0
NP	3	0,0	1,3	0,0	0,2
DT	2	26,1	32,6	6,4	9,3
W	1	28,9	22,8	11,6	10,6
I	-1	2,5	0,0	0,5	0,0
A	-1	2,5	1,6	0,5	0,3
RC	-2	10,0	6,6	1,8	1,3
AC	-3	9,3	7,9	4,9	4,5
Val		1,2	1,8	3,6	3,6

A *BRACHYPODIUM PINNATUM* (L.) P. B. NÖVEKEDÉSE HETEROGÉN KÖRNYEZETBEN I. MORFOLÓGIAI JELLEMZŐK

MOLNÁR EDIT

MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, 2163 Vácrátót

Elfogadva: 2003. október 28.

Kulcsszavak: *Brachypodium pinnatum* gyeptípusok, heterogén környezet, morfológiai jellemzők, fenotípusos változatosság, monolit mintavétel

Összefoglalás: A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum* [L.] P. B.) morfológiai jellemzőinek változását vizsgáltuk két évben eltérő fényklímájú (teljes napfény, félárnyék, árnyék) élőhelytípusokban azért, hogy megismerjük a fűfaj olyan tulajdonságait, amelyek dominanciaviszonyait magyarázhatják. A három gyeptípus egyben az egykori erdőirtás után kialakult háromféle cönológiai állapotnak feleltethető meg.

A *B. pinnatum* mintavételi egységre (monolit) vonatkoztatott morfológiai jellemzői nem mutattak tendenciózus évszakos változásokat. Az élőhelyek között évenkénti eltérések igazolhatók, a vizsgált jellemzők többnyire szignifikánsan nagyobb értékűek a félárnyékos ún. cserjés élőhelytípusban a teljes napfényű ún. sztyeppesedett és az árnyékos ún. fa alatti élőhelytípushoz képest.

A *B. pinnatum* morfológiai egységekre (pl. egy hajtás levélszáma, hajtásrügyszám 1 cm tarackhosszon) vonatkoztatott morfológiai jellemzői szintén az évenkénti eltéréseket igazolják. Az élőhelyeket összehasonlítva a jellemzők között kevesebb szignifikáns eltérés adódott és nem mutatható ki egy élőhelytípus dominanciája.

A *B. pinnatum* nagy alvó rügkészlettel rendelkezik minden élőhelytípusban. A rügybank dinamikájára jellemző, hogy teljes napfényen több aktív rügy képződött százalékosan mint más élőhelytípusokban. A fa alatti, árnyékos élőhelyen a rügybank elemeinek megoszlása és szezonális dinamikája eltér a félárnyékos és a teljes fényen növő típusokétól. A rügybankból a fa alatti élőhelyen a legnagyobb mértékű a hajtásképződés.

A *B. pinnatum* morfológiai jellemzőinek változásában kimutatható fenotípusos változatosság mértékét a vizsgálati évek jellege is befolyásolja a termőhelyi sajátságokon kívül.

Bevezetés

Nyugat-Európában a *Brachypodium pinnatum* jellemző fűfaja a fajgazdag mészkőgyepeknek (WILLEMS 1982, ELLENBERG 1988), amelyeket mint féltermészetes gyepeket, kaszálással vagy legeltetéssel tartottak fenn. A múlt század utolsó évtizedeiben a légköri nitrogénvegyületek fokozódó kiülepedésének hatására jelentősen megnőtt a *B. pinnatum* abundanciája és produkciója ezekben a gyepekben más fajok rovására, nagymértékben csökkentvén a gyepek fajdiverzitását (BOBBINK és WILLEMS 1987). Hazánkban a fűfaj nem vált invádorrá, a *B. pinnatum* dominálta félszáraz gyepek jelenleg nagy fajgazdagságú, változatos életformatípusú és cönológiai jellegű gyepek keletkezésüktől függetlenül. Gyakran másodlagos kialakulásúak, többnyire irtás eredetű gyeptársulások (VARGA és V. SIPOS 1999, VARGA et al. 2000). A *B. pinnatum* társulásbeli viselkedéséről, szerepéről, a fűfaj jellemzőiről MOJZES (2003) nyújt átfogó áttekintést a hazai és a nyugat-európai körülmények összehasonlításával. Ilyen irtás eredetű *Brachypodiumos* gyepek találhatók a Gödöllői-dombvidék peremén, az Isaszeg határában húzódó Szarkaberk-

völgy dombsorán is, amelyet alig 100 éve még xerotherm – *Quercus pubescens* – tölgyes borított. Az erdő kivágása utáni vegetációdinamikai folyamatok (másodlagos szukcesszió, regeneráció) eredményeképpen jött létre a mai vegetációkép (FEKETE et al. 1998, 2000), amelyre a másodlagos szukcesszió során kialakuló, s eltérő cönológiai állapotú tollas szálkaperje (*B. pinnatum*) gyeptípusok jellemzőek (VIRÁGH 1998, VIRÁGH és BARTHA 1998, VIRÁGH et al. 2000). A területen az erdőirtást követően a megváltozott élőhelyi körülmények, elsősorban a gyepszintre jutó fény mennyiség növekedése, egy szárazodási – a vegetációban ún. sztyeppesedési – folyamatot indítottak el, melyek a dominánssá váló erdőssztyepp faj számára az optimálishoz közeli állapottól a pesszimum felé való eltolódást idéztek elő. A térben heterogén fényklímájú termőhelyeken, mint a Szarkaberk-völgy északias kitétséggű oldala is, a *B. pinnatum* túlélését stressztoleranciája, fenotípusos plasztikussága elősegítheti a változatos fényviszonyokhoz történő alkalmazkodás révén (MOJZES 2002, MOJZES és mtsai 2003). GRIME (1979) szerint a *B. pinnatum* stressztolerátor-kompetítor faj. Feltételezésünk szerint a fűfaj fennmaradásában segíti klonális növekedésformája, ill. növekedési stratégiája (DE KROON és SCHIEVING 1990), amely plasztikus hajtás növekedésben és nagyfokú fiziológiai integrációban is megnyilvánul (DE KROON 1990, DE KROON és KNOPS 1990a). Ezekhez járul még hatékony ásványi anyag gazdálkodása (BOBBINK et al. 1989), plasztikus forrásallokációs mintázata (szerves anyagokra és ásványi tápanyagokra vonatkoztatva, DE KROON és KNOPS 1990b).

Két éves vizsgálat sorozatunknak, melyet korábbi vizsgálatok már megelőztek (MOLNÁR 1996), a célja az volt, hogy tanulmányozzuk a *B. pinnatum* tűrőképességét a fűfaj számára kedvező és kedvezőtlen termőhelyi viszonyok között, különböző (pl. morfológiai, produkciobiológiai) jellemzői szezonális dinamikájának nyomonkövetésével, illetve hogy megállapítsuk a fűfaj rendelkezik-e a vizsgált jellemzőiben plasztikussággal, amely segítheti fennmaradását a kedvezőtlenebb élőhelyeken. Jelen dolgozatban a morfológiai és a szármossági jellemzők vizsgálatával foglalkozunk.

Anyag és módszer

A *Brachypodium pinnatum* (újabbán *B. rupestre* /HOST/ SCHÜBLER et MARTENS, vö. SIMON 2000) tarackos, élőfűfaj. A klonális növekedési formája falanx jellegű, növekedési stratégiája DE KROON és SCHIEVING (1990) szerint konszolidációs típusú. A klonális morfológiai szerkezet (ebben az esetben a tarack jellemzői) alapján a növény a KLIMES-féle besorolás szerint az '*Aegopodium podagraria*' típusba tartozik (KLIMES Database.).

A mintaterület a Gödöllői-dombság peremén található Szarkaberk-völgy ÉK-i dombsorán került kijelölésre. A dombsor 200–230 m tfm.-ban helyezkedik el. Klímája átmeneti típusú, az alföldi kontinentális és a hegyvidéki szubkontinentális klíma között. Az éves átlaghőmérséklet 9 °C, az éves átlagos csapadékmennyiség kb. 600 mm. Talaja barna erdőtalaj lösz alapkőzeten (FEKETE et al. 1998). A mintaterületen két (2000-ben), ill. három (2001-ben) eltérő *B. pinnatum* állománytípust választottunk ki, amelyek termőhelyei különféle mikroélőhelynek felelnek meg. A típusok között a biotikus jellemzőkből (pl. fajsza, gyeppmagasság, avarvastagság) eltérések szembetűnőek. Az ún. fa alatti típus utal az egykori vegetációra. A tölgyek alatt a *B. pinnatum*, más típusokban való megjelenési formájától eltérően, ritkás, laza esomókat alkot. Az ún. cserjés típusban (feltételezhetően a szukcesszió egyik korai állapota), amelyben a tölgymaradványok, cserjék szegélyében az eredeti, erdei vegetáció maradványfajait leginkább megőrző *B. pinnatum* állományok találhatók, a *B. pinnatum* szinte monodomináns, magas, sűrű gyept alkot. Az ún. sztyeppesedett típus már a szukcesszió későbbi, átmeneti állapotát mutatja, amelyben jelentősen nő a xerofil fajok száma és a gyepp sztyeppré változva válik, a *B. pinnatum* alacsonyabb, ritkásabb gyept képez. A mintavételi területet tekintve ebben a gyeptípusban az egyéb fajok száma min. kétszerese a cserjés típusbeli fajszámnak, amely a kompetíció erősödését is

jelenti. (A típusok részletesebb cönológiai jellemzését l. VIRÁGH és BARTHA 1998.) A vizsgált termőhelyi abiotikus jellemzők közül a fényklíma évszakos és napszakos dinamikájában jelentkeznek leginkább eltérések a típusok között (MOJZES 2002, MOJZES et al 2003). A cserjés típus a környező fák és cserjék miatt árnyékosabb és ebből következően mikroklíma viszonyaiban kedvezőbb élőhelytípus a sztyeppesedett élőhelyhez viszonyítva. Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy az árnyékoltság napszakosan változik, nyáron a délelőtti órákban az ún. cserjés típusú *B. pinnatum*-os gyepekben a sztyeppesedett élőhelyhez hasonló fényviszonyok uralkodnak (MOJZES 2002). A sztyeppesedett típus a teljes napfénynek kitett helyeken található és ezért szárazabb élőhely (pl. a nyári aszályos időszak erősebben érezteti hatását mint a cserjés típusban, a besugárzási terhelés növekedése gyakran vízhiányos állapotot válthat ki, MOJZES 2002, MOJZES és mtsai 2003). A három élőhelytípus tulajdonképpen egy fénygradiens mentén helyezkedik el, a fénynek teljesen kitett élőhelyen (ún. sztyeppesedett típus), a félárnyékos élőhelyen (ún. cserjés típus) és az árnyékos élőhelyen (ún. fa alatti típus). A félárnyékos élőhely kivételével a másik két élőhely a *B. pinnatum* számára valamilyen stresszhatást jelent, melyet a fűfaj hajtásképződési különbségei is igazolnak. A *B. pinnatum* hajtássűrűségéről az eltérő élőhelyeken az 1 hajtásra jutó átlagos talajfelszín értéke nyújt támpontot, amely a teljes fényintenzitású élőhelyen átlagosan 6–7 cm²/hajtás, a félárnyékos élőhelyen 4–5 cm²/hajtás, az árnyékos élőhelyen 22–23 cm²/hajtás.

A mintavételt 2000-ben májustól októberig (augusztus kivételével) öt, 2001-ben áprilistól októberig hat alkalommal végeztük. 15x15x25 cm-es monolit mintavetőt használtunk. A cserjés és a sztyeppesedett foltípusból 11 mintát, a fa alól kevesebb, csak 7–9 mintát vettünk alkalmanként. A mintákat kimostuk. A *B. pinnatum* földfeletti és földbeli szerveit elkülönítettük. Eltávolítottuk az összes többi növényfajt is, melyeket szintén földbeli és földfeletti részekre osztottunk. A morfológiai és a számosági jellemzők közül a hajtás- és levélszámot, a tarackon lévő rügyek számát (külön az alvó vagy elhalt, az aktív, illetve a kihajtott rügyeket), a tarack elágazások számát jegyeztük fel. Aktív rügynek tekintettük azt a rügyet, amely kissé már megnyúlt, pikkelyleveleit a differenciálódó rügy kezdi szétfeszíteni. Az alvó (vagy elhalt) rügynél nincs rügymegnyúlás, a rügypikkelyek szorosan záródnak. A kihajtott rügy kategória (a továbbiakban hajtás rügy) magában foglalja a 4–5 mm-nél hosszabb, megnyúlt, lomblevelet nem viselő hajtás jellegű képleteket és a már kifejlődött lombleveles hajtásokat. Mértük a hajtás magasságát (a legfelső levél levéllemezének eredéséig), a tarack teljes hosszát, a különböző rügytípusok közötti tarack hosszakat. Ez utóbbiak közül klonális morfológiai jellemző a hajtásrügyek közötti tarackhossz (rizóma ízköz hossza), az ún. futóhossz és a tarackelágazódások száma (rizóma elágazódási intenzitás). A mintavető mérete – a tarack feldarabolása miatt – nem tette lehetővé a klonális struktúra pontos mérését, pl. tarackhossz gyakoriságok megállapítását. A levélterület méréséhez Li-Cor 3000 hordozható területmérőt használtunk, s csak a zöld, fotoszintetikusan aktív levélterületet (és hajtásterületet) mértük. Az adatok normalitását Kolmogorov-Szmirnov próbával ellenőriztük. A típusok összehasonlítását egytényezős ANOVA-val végeztük el.

Eredmények

Szezonális dinamika

A *B. pinnatum* – mintavételi egységre (monolitra) vonatkoztatott – morfológiai jellemzői élőhelytípusonként és évenként eltérő szezonális dinamikát mutatnak (1–2. táblázat). 2000-ben a mintavételi időpontok közötti változások a jellemzők többségénél kisebb mértékűek mint 2001-ben mind a cserjés, mind a sztyeppesedett típusban. A 2001. évben a cserjés típusú *B. pinnatum* állományban észlelhetők jelentősen nagyobb változások a jellemzők dinamikájában mint a másik két típusban. A földfeletti részek (hajtás- és levélszám) maximumai évszakhoz nem köthetők még azonos típuson belül sem. A *B. pinnatum* hajtásképzésére jellemző a korai kihajtás, szinte már a vegetációs periódus elején olyan hajtásmennyiséget hoz létre (1–2. táblázat), amely a későbbi időszakban csak kisebb mértékben változik. A földbeli részek maximumai (egy kivételtől eltekintve) összességében jelentkeznek a cserjés és a sztyeppesedett típusban évtől függetlenül. A fa alatti típusban a maximumok (az aktív rügyszám kivételével) tavasz végén (május) vagy a kora nyári időszakban (június) mutatkoznak (2. táblázat). Az asszimiláló terület (és értelemszerűen a levélterület index /LAI/ is, 3. táblázat) a cserjés típus 2001. évbéli eltéréseit

I. táblázat
Table 1

A *Brachypodium pinnatum* morfológiai jellemzőinek szezonális dinamikája 2000-ben
(monolit mintára vonatkozó átlagértékek)
Seasonal dynamics of morphological characteristics of *Brachypodium pinnatum* in 2000
(average values for monolith samples)

(1) Habitat type; (2) Half shade type; (3) Full sun type; (4) Month of sampling;
(5) Number of shoots ; (6) Length of shoots; (7) Number of leaves; (8) Total rhizome length;
(9) Number of rhizome branches; (10) Number of active rhizome buds;
(11) Number of dormant rhizome buds

Folttípus (1)	Mintavételi hónapok (4)	Hajtás szám (db) (5)	Hajtás magasság (cm) (6)	Levél- szám (db) (7)	Össz- tarack- hossz (cm) (8)	Tarack elágazások száma (db) (9)	Aktív tarackrügy (db) (10)	Alvó rügy (db) (11)
Cserjés (2)	május	60,3*	15,38*	134,1*	728,7*	37,9*	61,9*	654,4
	június	40,5*	23,98*	99,1*	650,1*	45,5*	102,0*	628,0*
	július	50,0*	18,13*	116,5*	632,9*	46,7	120,1	596,3*
	szeptember	50,5*	19,65*	124,8*	687,4*	55,4*	130,2	683,1*
	október	42,9	18,39*	94,1*	707,4*	57,2*	178,0	622,3*
	SzD (5%)	12,3	3,5	27,7	168,3	20,5	53,9	178,5
Sztyeppesedett (3)	május	31,0	10,84	64,6	199,6	11,6	30,8	213,0
	június	28,2	10,76	66,8	278,6	14,6	50,0	291,5
	július	30,9	14,59	73,0	427,1	30,1	101,3	403,0
	szeptember	37,5	12,86	77,5	466,1	32,8	140,5	457,8
	október	35,0	12,64	51,6	414,8	32,5	140,3	402,6
	SzD (5%)	9,7	1,5	21,9	104,4	12,6	36,6	127,6

*: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) a két folttípus között az adott hónapban; significant difference $p < 0,05$ between habitat types
SzD (5%): szignifikáns eltérés kritikus értéke azonos típuson belül; critical values of significant differences within a type"

leszámítva hasonló szezonális jelleget mutat. A nyár elejére kialakuló asszimiláló felület a későbbi időszakban már nem változik jelentősen egyetlen típusban sem. A cserjés típusban a 2001. évben viszont a levélterület folyamatos növekedést mutat, a vegetációs időszak végére az előző évi maximum kétszerese mérhető. A fajlagos levélterület (SLA) a félárnyékos cserjés és a teljes napfényen lévő sztyeppesedett típusban évtől függetlenül nagyon hasonlóan változik a vegetációs időszakban, az intenzív növekedés idején (április-május) mérhető maximum után a változások csekélyek. A fa alatti típus fajlagos levélterület értékei csak a kora őszi, illetve őszi időszakra csökkennek, nyáron is magasak.

Élőhelytípusonként az egyes mintavételi időpontokban összehasonlítva a jellemzőket megállapítható, hogy a *B. pinnatum* állományok cserjés és sztyeppesedett típusai között az eltérések nem azonos jellegűek mindkét évben, 2000-ben a *B. pinnatum* szignifikánsan több hajtást és levelet, magasabb hajtást, hosszabb tarackot fejleszt, több alvó rügyet visel a tarackon a cserjés típusban a mintavétel teljes időtartama alatt (kivéve az októberi minta hajtásszámát, 1. táblázat). 2001-ben nem ilyen egységesek a különbségek (2. táblázat). A hajtásmagasságban minden időpontban, a hajtás- és a levélszámban csak ősszel

2. táblázat
Table 2

A *Brachypodium pinnatum* morfológiai jellemzőinek szezonális dinamikája 2001-ben
(monolit mintára vonatkozó átlagértékek)
Seasonal dynamics of morphological characteristics of *Brachypodium pinnatum* in 2001
(average values for monolith samples)

(1) Habitat type; (2) Half shade type; (3) Full sun type; (4) Full shade type; (5) Month of sampling;
(6) Number of shoots ; (7) Length of shoots; (8) Number of leaves; (9) Total rhizome length; (10) Number
of rhizome branches; (11) Number of active rhizome buds; (12) Number of dormant rhizome buds

Folttípus (1)	Mintavételi hónapok (5)	Hajtás szám (db) (6)	Hajtás magasság (cm) (7)	Levél szám (db) (8)	Összatarack- hossz (cm) (9)	Tarack elágazások száma (db) (10)	Aktív tarackrügy (db) (11)	Alvórügy (db) (12)
Cserjés (2)	április	49,7+	5,7 [✧] +	76,4+	692,2 [✧] +	47,2 [✧] +	129,8 [✧] +	509,9+
	május	51,5+	12,0 [✧] +	105,6+	527,0 [✧] +	25,4 [✧] +	118,6+	332,8+
	június	41,2+	17,3 [✧] +	113,9+	494,8+	30,5+	108,8+	370,8+
	július	45,6+	20,1 [✧] +	143,0+	736,3 [✧] +	53,6 [✧] +	175,7+	522,5 [✧] +
	szeptember	42,9 [✧] +	24,8 [✧] +	175,0 [✧] +	597,1+	45,9 [✧] +	179,7+	456,7+
	október	53,5 [✧] +	22,6 [✧] +	190,5 [✧] +	862,9 [✧] +	62,1 [✧] +	284,4+	577,0 [✧] +
	SzD (5%)	13,4	2,6	40,2	161,3	14,5	51,2	137,7
Sztyeppesedett (3)	április	37,7*	4,0*	66,9*	415,5*	19,4	87,1*	376,6*
	május	43,8*	7,1	88,0*	383,8*	12,4	146,9*	250,6*
	június	41,0*	11,8	103,6*	426,0*	23,3*	154,4*	297,7*
	július	40,6*	14,3*	116,9*	511,4*	26,5*	211,0*	351,1*
	szeptember	30,0*	11,6	103,7*	474,9*	29,5*	234,0*	325,5*
	október	29,8*	13,3	101,0*	610,2*	34,5*	332,9*	374,1*
	SzD (5%)	8,3	1,7	22,7	125,9	9,3	62,1	124,3
Fa alatti (4)	április	9,2	3,6	15,1	47,3	3,0	6,8	31,1
	május	13,9	7,7	30,6	137,6	9,9	17,6	88,5
	június	8,1	9,8	21,3	108,6	8,3	16,1	89,3
	július	6,6	9,2	20,1	69,0	3,6	11,1	49,2
	szeptember	8,6	8,0	23,7	89,9	9,0	27,7	71,0
	október	6,0	12,6	16,6	59,1	4,7	16,0	25,3
	SzD (5%)	4,1	2,8	10,6	56,8	4,4	10,6	42,5

✧: szignifikáns eltérés (p<0,05) erdei-sztyeppesedett típus között; significant difference p<0.05 between the half shade and full sun types

*: szignifikáns eltérés (p<0,05) erdei-fa alatti típus között; *: significant difference p<0.05 between the half shade and full shade types

*: szignifikáns eltérés (p<0,05) sztyeppesedett-fa alatti típus között; significant difference p<0.05 between the full sun and full shade types

SzD (5%): szignifikáns eltérés kritikus értéke azonos típuson belül; critical values of significant differences within a type

tér el egymástól a félárnyékos és a teljes napfénynek kitett élőhelyen növő *B. pinnatum* (2. táblázat). Az összatarackhosszban és -elágazásokban csaknem minden alkalommal jelentős különbségek igazolhatók a cserjés típus javára. A tarackon lévő aktív rügyek számában, a tavaszi mintát leszámítva, nincs szignifikáns különbség a két típus között, de érdekes, hogy a sztyeppesedett típusban számolható a több aktív rügy. A félárnyékos élőhelyen fejleszti a *B. pinnatum* a legnagyobb levélterületet, a sztyeppesedett típusbeli maximumnak több mint kétszeresét (3. táblázat). A vizsgált jellemzőkbeli legnagyobb

3. táblázat
Table 3

A Brachypodium pinnatum hajtásjellemzőinek szezonális dinamikája
Seasonal dynamics of leaf area characteristics of *Brachypodium pinnatum*

(1) Habitat type; (2) Half shade type; (3) Full sun type; (4) Full shade type; (5) Month of sampling;
(6) Total leaf area (cm²); (7) Area of one leaf (cm²); (8) Specific leaf area (m²/kg); (9) LAI; (10) Year

Foltstípus (1)	Mintavételi hónapok (5)	Évek (10)							
		2000.				2001.			
		Összlevél terület (cm ²) (6)	1 levél átlag területe (cm ²) (7)	Fajlagos levélterület (m ² /kg) (8)	Levél- terület index (9)	Összlevél terület (cm ²) (6)	1 levél átlag területe (cm ²) (7)	Fajlagos levél- terület (m ² /kg) (8)	Levél terület index (9)
Cserjés (2)	április	–	–	–	–	126,4+	1,7+	21,9	0,56+
	május	608,8*	4,6	26,7*	2,7*	449,1**	4,3**	25,5*	2,0**
	június	610,9*	6,3*	20,3*	2,7*	719,7**	6,4**	21,1**	3,2**
	július	590,9*	5,1	17,7*	2,6*	823,8**	5,8**	18,9**	3,7**
	szeptember	701,8*	5,7	19,7	3,1*	960,2**	5,5*	18,5*	4,3**
	október	460,9	4,9*	21,2*	2,0	1263,5**	6,7**	21,4*	5,6**
	SzD (5%)	153,0	0,676	2,1	0,675	226,5	0,692	1,6	1,0
Sztyeppesedett (3)	április	–	–	–	–	100,6	1,5	22,4	0,45
	május	272,9	4,4	22,2	1,2	257,7*	2,9	19,7	1,1*
	június	341,5	5,0	17,8	1,5	532,3*	5,1	18,5*	2,4*
	július	363,6	5,1	15,3	1,6	523,8*	4,5	15,6*	2,3*
	szeptember	399,1	5,3	17,7	1,8	445,9*	4,3	15,8*	2,0*
	október	307,3	6,0	18,2	1,4	475,5*	4,8	16,3*	2,1*
	SzD (5%)	103,4	0,617	1,4	0,458	106,1	0,476	1,4	0,475
Fa alatti (4)	április	–	–	–	–	19,6	1,3	25,3	0,09
	május	–	–	–	–	98,8	3,1	27,3	0,44
	június	–	–	–	–	92,8	4,2	28,0	0,41
	július	–	–	–	–	84,2	4,3	25,9	0,37
	szeptember	–	–	–	–	134,0	4,9	20,6	0,59
	október	–	–	–	–	70,5	4,2	21,0	0,31
	SzD (5%)	–	–	–	–	63,2	1,2	3,7	0,284

*: szignifikáns eltérés (p<0.05) az erdei és a sztyeppesedett típus között; significant difference p<0.05 between the half shade and full sun types

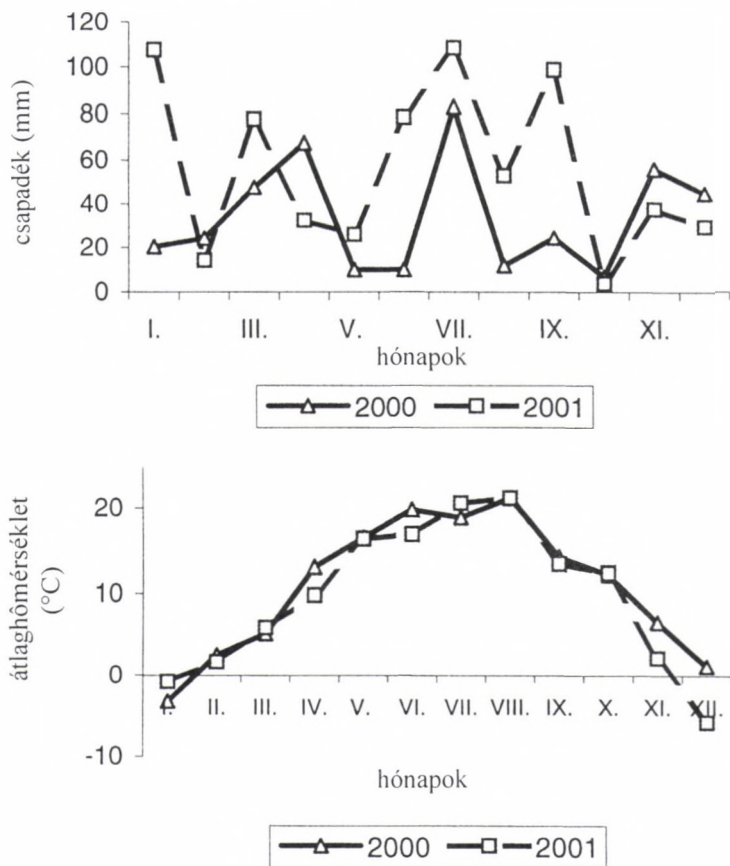
+: szignifikáns eltérés (p<0.05) az erdei és a fa alatti típus között; significant difference p<0.05 between the half shade and full shade types

*: szignifikáns eltérés (p<0.05) a sztyeppesedett és a fa alatti típus között; significant difference p<0.05 between the full sun and full shade types

SzD (5%): szignifikáns eltérés kritikus értéke azonos típuson belül; critical values of significant differences within a type

eltérés a fa alatti és a két másik típus között mutatható ki. A fa alatt növekvő *B. pinnatum* jellemzői szignifikánsan kisebbek, mint a két másik típusé, kivéve a fajlagos levélterületet (2–3. táblázat).

A morfológiai egységekre vonatkozóan megállapítható (4–5. táblázat), hogy a fa alatti élőhelyen (5. táblázat) a *B. pinnatum* hajtásonkénti levélszámának szezonális dinamikája eltér a más helyeken növekvőtől. A cserjés és a sztyeppesedett típusban a dinamikai változások évenként eltérőek, de azonos évben hasonló jellegűek. Nagyobb mértékű változások (a vizsgálati időszak alatti maximum és minimum érték között több mint



1. ábra. A havi csapadékmennyiség és a hőmérséklet alakulása a mintavételi években (Gödöllői állomás)

Figure 1. The changes in precipitation (mm) and temperature (°C) in years of sampling

kétszeres) csak 2001-ben fordultak elő. Az egy levél területe típusonként és évente eltérően változik (3. táblázat). Az egységnyi tarackhosszon lévő aktív rügyszám a szárazabb évben (2000) kisebb mint a csapadékosabb évben (2001) mind a cserjés, mind a sztyepesedett típus esetében (4–5. táblázat, 1. ábra). A hajtás rügyszámában ez nem látható és évszakos tendenciák sincsenek. A tarackelágazások száma sem mutat évszakos jellegű változásokat. A cserjés és a sztyepesedett típusbeli maximumok hasonló időszakra (kora ősz-ősz) esnek évtől függetlenül, vagyis e típusokban ekkor működnek legintenzívebben az oldalrügyek merisztémái, amellyel a legtöbb tarackelágazódás jön létre. Az árnyékos fa alatti típusban szinte minden hónapban intenzív az elágazódás, szintén kora őszi maximummal (5. táblázat).

Az állománytípusokat összehasonlítva a morfológiai egységekre vonatkoztatott jellemzők alapján (4–5. táblázat) az évszakos dinamikában 2000-ben kevesebb szignifikáns különbség mutatható ki mint 2001-ben. A típusok között alig van szignifikáns eltérés a hajtásonkénti levélszámban, a tarackelágazások számában (ez utóbbi esetében 2000-ben nincs is, ebben a vegetációs periódusban egységnyi tarackhosszúságon hason-

4. táblázat
Table 4

A *Brachypodium pinnatum* morfológiai jellemzőinek szezonális dinamikája 2000-ben
(morfológiai egységekre vonatkozó átlagértékek)
Seasonal dynamics of morphological characteristics of *Brachypodium pinnatum* in 2000
(average values for morphological units)

(1) Habitat type; (2) Half shade type; (3) Full sun type; (4) Month of sampling; (5) Leaf number per shoot;
(6) Number of active buds on rhizome length unit; (7) Number of shoot buds on rhizome length unit;
(8) Spacer length (cm); (9) Rhizome branching density

Folttípus (1)	Mintavételi hónapok (4)	Hajtásonkénti levélszám (db) (5)	Aktív rügyszám/ tarackhossz (db/10cm) (6)	Hajtás rügyszám/ tarackhossz (db/10 cm) (7)	Hajtás rügyek közötti tarackhossz (cm) (8)	Tarack elágazás/ tarackhossz (db/10 cm) (9)
Cserjés (2)	május	2,2	0,92*	0,859*	12,1*	0,533
	június	2,5	1,58	0,754*	15,4*	0,692
	július	2,4	1,91	1,02*	10,4	0,731
	szeptember	2,5*	1,93*	1,3	9,5	0,799
	október	2,2*	2,47*	1,02*	10,7*	0,814
	SzD (5%)	0,30	0,64	0,42	3,5	0,239
Sztyeppesedett (3)	május	2,1	1,51	1,7	6,2	0,602
	június	2,4	1,97	1,4	9,0	0,634
	július	2,4	2,35	0,8	13,8	0,707
	szeptember	2,0	3,22	1,6	6,8	0,686
	október	1,5	3,37	1,5	7,0	0,747
	SzD (5%)	0,23	0,76	0,28	3,3	0,233

*: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) a két folttípus között az adott hónapban; significant difference $p < 0,05$ between the habitat types

SzD (5%): szignifikáns eltérés kritikus értéke azonos típuson belül; critical values of significant differences within a type

lő a képződő tarackmennyiség a cserjés és a sztyeppesedett típusban). A tarackelágazás mellett a klonális morfológiai mintázatban fontos másik jellemzőnél a futóhossznál (hajtásrügyek közötti tarackhossz) viszont fordított a kép, éppen 2001-ben nincs eltérés a két típus között. Teljes napfényen a merisztémák működése fokozottabb, nagyobb – 2001-ben szinte a vizsgálati időszak egészében szignifikánsan nagyobb – aktivizálódott rügykészletet tart fenn a növény egységnyi tarackhosszon. E típusban a kora őszi, illetve őszi időszakban mindkét évben szignifikánsan több rügy válik aktívvá mint a félárnyékos élőhelyen. A fa alatti *B. pinnatum* aktív rügyszáma szinte a teljes vegetációs időszakban szignifikánsan kevesebb, mint a teljes napfényen lévő sztyeppesedett típusban, de a félárnyékos cserjés típustól nem térnek el az értékek. Az egységnyi tarackhosszon lévő alvórügyek mennyiségére az élőhelyeknek nincs jelentős hatása. Az asszimiláló felület nagyságára utaló hajtásrügy mennyiségét többnyire szignifikánsan befolyásolja az élőhely minősége, legnagyobb számban a fa alatti árnyékos képződik. Különbségek mutathatók ki az egy levél területében a típusok között (3. táblázat), az esetek többségében a cserjés típus tér el a többitől, mert ott a *B. pinnatum* szignifikánsan nagyobb levelet fejleszt.

A *Brachypodium pinnatum* morfológiai jellemzőinek szezonális dinamikája 2001-ben
(morfológiai egységre vonatkozó átlagértékek)
Seasonal dynamics of morphological characteristics of *Brachypodium pinnatum* in 2001
(average values for morphological units)

(1) Habitat type; (2) Half shade type; (3) Full sun type; (4) Full shade type; (5) Month of sampling; (6) Leaf number per shoot; (7) Number of active buds on rhizome length unit; (8) Number of shoot buds on rhizome length unit; (9) Spacer length (cm); (10) Rhizome branching density

Folttípus (1)	Mintavételi hónapok (5)	Hajtásonkénti levélszám (db) (6)	Aktív rügyszám/ tarackhossz (db/10cm) (7)	Hajtás rügyszám/ tarackhossz (db/10 cm) (8)	Hajtás rügyek közötti tarackhossz (cm) (9)	Tarack elágazás/ tarackhossz (db/10 cm) (10)
Cserjés (2)	április	1,5	1,97	0,998+	11,5+	0,708
	május	2,0	2,27 [✧] +	1,12	10,4	0,495+
	június	2,7	2,29 [✧]	0,936	11,3	0,62
	július	3,1	2,29 [✧]	0,718+	15,5+	0,703 [✧]
	szeptember	4,1+	3,08 [✧]	1,10+	11,5	0,777
	október	3,6	3,32 [✧]	1,02+	11,2	0,718
	SzD (5%)	0,37	0,59	0,330	4,2	0,171
Sztyeppesedett (3)	április	1,8	2,24	1,17*	8,9*	0,47
	május	2,0	3,76*	1,25	8,9	0,335*
	június	2,5	3,76*	1,17	9,5	0,548
	július	2,9	4,18*	0,91	11,9	0,507
	szeptember	3,6*	4,96*	0,983*	11,2	0,621*
	október	3,5	5,47*	0,829*	14,1	0,555
	SzD (5%)	0,39	0,73	0,303	3,1	0,138
Fa alatti (4)	április	1,7	1,51	2,88	4,3	0,721
	május	2,3	1,39	1,64	9,8	0,764
	június	2,7	1,81	0,881	14,0	0,755
	július	3,1	2,04	1,49	9,5	0,595
	szeptember	2,5	3,29	2,48	12,4	0,954
	október	2,9	2,92	2,02	8,7	0,743
	SzD (5%)	0,59	0,11	1,34	9,2	0,335

✧: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) az erdei és a sztyeppesedett típus között; significant difference $p < 0,05$ between the half shade and full sun types

+: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) az erdei és a fa alatti típus között; significant difference $p < 0,05$ between the half shade and full shade types

*: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) a sztyeppesedett és a fa alatti típus között; significant difference $p < 0,05$ between the full sun and full shade types

SzD (5%): szignifikáns eltérés kritikus értéke azonos típuson belül; critical values of significant differences within a type

Összehasonlítva a típusok közötti eltérések gyakoriságát, megállapítható, hogy a morfológiai egységek között kevesebb a szignifikáns különbségek száma a vizsgált vegetációs időszakban, mint a mintavételi egységekre vonatkozóan, ahol a típusok közötti különbségek jobban elválnak.

Rügy dinamika

A *B. pinnatum* esetében háromféle rügytípust különítettünk el a tarackon lévő rügyeknek a mintavétel időpontjában megmutatkozó differenciálódása alapján (alvó, aktív és hajtás rügy, magyarázatukat l. Anyag és módszer részben). A rügybankot e háromféle rügy együttesének tekintettük, s százalékos megoszlásukat használtuk a rügydinamika szezonális változásának nyomonkövetésére (az abundancia értékeket l. az 1–2. táblázatban, kivéve a hajtásrügyeket). Évtől és állománytípustól függetlenül az alvó rügyek alkotják a rügybank tekintélyes részét, melynek mennyisége a vegetációs periódus előrehaladtával csökken (6. táblázat). A rügybankban a teljes napfényen lévő, sztyeppesedett típusban nagyobb százalékban képződik aktív rügy, mint a félárnyékos vagy árnyékos típusban. Az aktív rügykészlet százalékos megoszlásának szezonális változása hasonló

6. táblázat
Table 6

A *Brachypodium pinnatum* rügy dinamikája
The bud dynamics of *Brachypodium pinnatum*

(1) Habitat type; (2) Half shade type; (3) Full sun type; (4) Full shade type; (5) Month of sampling;
(6) Number of dormant rhizome buds (%); (7) Number of active rhizome buds (%);
(8) Number of shoot buds (%); (9) Year

Folttípus (1)	Mintavételi hónapok (5)	Évek (9)					
		2000.	2000.	2000.	2001.	2001.	2001.
		Alvó rügy (%) (6)	Aktív rügy (%) (7)	Hajtás rügy (%) (8)	Alvó rügy (%) (6)	Aktív rügy (%) (7)	Hajtás rügy (%) (8)
Cserjés (2)	április	–	–	–	71,3 ⁺	19,1	9,6 [*]
	május	83,7 [*]	8,3	8,0 [*]	64,5	23,8 ⁺	11,6
	június	79,9	13,7	6,4 [*]	68,4	22,6 [*]	9,0
	július	76,2	15,5	8,3 [*]	69,9 [*]	23,0 [*]	7,0 ⁺
	szeptember	75,8 [*]	14,8 [*]	9,4	64,9 [*]	26,0 [*]	9,1 ⁺
	október	71,0	20,5	8,5	60,6 [*]	30,1 [*]	9,3 ⁺
Sztyeppesedett (3)	április	–	–	–	72,2 [*]	18,2	9,6 [*]
	május	76,4	11,3	12,3	55,5 [*]	33,2 [*]	11,3
	június	75,0	14,5	10,5	56,8 [*]	33,1 [*]	10,1
	július	75,2	18,6	6,2	56,3	35,8 [*]	7,9 [*]
	szeptember	66,4	22,4	11,2	52,5	39,7 [*]	7,8 [*]
	október	65,8	23,7	10,5	48,6	44,7 [*]	6,7 [*]
Fa alatti (4)	április	–	–	–	62,8	13,6	23,6
	május	–	–	–	70,3	14,4	15,3
	június	–	–	–	73,1	18,4	8,5
	július	–	–	–	66,6	19,2	14,2
	szeptember	–	–	–	58,0	25,4	16,6
	október	–	–	–	47,3	32,2	20,5

*: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) az erdei és a sztyeppesedett típus között; significant difference $p < 0,05$ between the half shade and full sun types

+: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) az erdei és a fa alatti típus között; significant difference $p < 0,05$ between the half shade and full shade types

*: szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) a sztyeppesedett és a fa alatti típus között; significant difference $p < 0,05$ between the full sun and full shade types

éves lefutású a sztyeppesedett és a cserjés típusban mindkét évben. E két állománytípusban az aktív rügy maximumok ősszel, a minimumok tavasszal észlelhetők. A hajtás rügy dinamikája élőhelyenként és évente változik. Általában tavasszal és/vagy a kora őszi-őszi időszakban képződik nagyobb arányban. A 2001. év korábban kezdett mintavételezéséből kiderül, hogy a *B. pinnatum* a rügykészletéből a kora tavaszi (április), a tölgy lombfakadása előtti időszakban a fa alatti élőhelyen fordítja a legnagyobb energiát a hajtás rügy képzésére. A két másik élőhelytípusban ez kisebb mértékű, s a tavaszi-kora nyári (május) időszakra tolódik. Érdekes jelenség, hogy a 2001. évben az aktív és a hajtás rügykészlet tavaszi indulási aránya nagyobb vagy közelít az előző év őszi megoszlási arányához a nagy fényintenzitású sztyeppesedett és a félárnyékos cserjés típusban, amely feltehetően az enyhe, csapadékos télnek tulajdonítható. A nagyobb arányú aktív rügykészlet jellemző az egész évre, a két év között kétszeres vagy csaknem kétszeres a növekedés mindkét típusban a 2001. év javára (6. táblázat). A fa alatti élőhelyen a *B. pinnatum* rügybank megoszlása és dinamikája kissé eltér a másik két folttípusban észleltektől (a hajtás rügy kivételével). Az aktív rügy százalékos megoszlási maximuma ősszel (október), a hajtás rügy maximuma tavasszal jelentkezett A vegetációs periódus előrehaladtával, a júniusi minimum után az aktív rügy százalékos megoszlásában erőteljes növekedés észlelhető, olyannyira, hogy a fa alatt növő *B. pinnatum* aktív rügykészletének maximuma azonos a cserjés típusban növő *B. pinnatum* maximumával. Még nagyobb mérvű, erőteljes növekedés megy végbe a hajtásrügy képződésben a vegetációs periódus végére.

Megvitatás

A növényi morfológiai jellemzők változékonyságát a termőhelyi sajátságokon kívül a vizsgálati évek időjárási jellemzőinek éves eltérései is befolyásolják (BOTTA-DUKÁT és DANCZA 2001). A *Brachypodium pinnatum*mal folytatott rövid távú vizsgálatainkból néhány észrevétel így is megtehető.

A *B. pinnatum* számára a morfológiai jellemzőinek mennyiségi viszonyai alapján a háromféle élőhelytípus közül a félárnyékos, cserjékkel határolt gyeptípusban (cserjés típus) legkedvezőbbek az élőhelyi feltételek. Ez várható is, hiszen az erdőssztyepp karakterű faj számára ez a típus feleltethető meg leginkább az egykori, erdőirtást megelőző vegetációbeli állapotoknak. Mind a fényintenzitás növekedése (sztyeppesedett típus), mind csökkenése (fa alatti típus) a faj számára stressz hatású, az árnyékos élőhely kedvezőtlen hatása erőteljesebb. Ez kifejeződésre jut az átlagos hajtássűrűségbeli eltérésekben is (cserjés típus: 2138 db hajtás/m²; sztyeppesedett típus: 1548 db hajtás/m²; fa alatti típus: 388 db hajtás/m²). MOJZES (2002) részletesen foglalkozik a *B. pinnatum* hajtásmorfológiájával és fotoszintetikus teljesítményével ugyanezen a mintaterületen, hasonló *B. pinnatum*os állománytípusokban. Az összehasonlítható eredmények szerint a hajtásonkénti fotoszintetikusan aktív levélterület a vegetációs időszak alatt mindhárom típusban egy- vagy kétszűcsű maximumgörbével jellemezhető 2001-ben. Az általunk mért hajtásonkénti levélterület eltérően változik, csak a fa alatti típusban ír le egy maximumgörbét, a másik két típusban a vizsgálati időszak végén is növekvő jellegű (2000-ben kaptunk maximumgörbét). Az eltérések a mintázásbeli különbségekből is származhatnak, mivel MOJZES kis számú, ugyanazon bejelölt hajtás változásait mérte, mi monolit

mintavételezésből nyert átlaghajtásokat használtunk. MOJZES (2002) kimutatta, hogy a vegetációs periódus előrehaladtával a levelek öregedése fokozódik. Az árnyékolás hiánya miatt a nagy fényintenzitású élőhelyen (sztyeppesedett típus) a levelek nagyobb mérvű és korábbi öregedése a víz és hő stresszre adott válaszként értelmezhető (MOJZES és mtsai 2003). A fajlagos levélterület 2000. május-júliusi értékei (vö. 3. táblázat) kissé alacsonyabbak MOJZES (2002) és MOJZES és mtsai (2003) által közölt – a fajlagos levél-tömegből átszámított – értékeknél, de időben hasonlóan változnak. Megállapításuk szerint a fajlagos levél-tömeg alakításában mind a levél vastagsága, mind a levél szöveti sűrűsége fontos szerepet játszik az élőhely fényklímájához történő alkalmazkodáskor. A teljes megvilágításban növő fénylevelek (sztyeppesedett típus) fajlagos levélterülete szignifikánsan kisebb mint az árnyékban növő leveleké (3. táblázat) hasonlóan más fajokhoz (ACKERLY 1997, KALAPOS és CSONTOS 2002). DE KROON és KNOPS (1990c) *B. pinnatum*mal végzett üvegházi kísérleteiben az erős fényintenzitásnál mérték a legalacsonyabb fajlagos levélterületet, a tápanyagellátottság hatása nem volt szignifikáns. MOJZES és mtsai (2003) nem kaptak jelentős különbséget a levélterület indexben az állománytípusok között júliusi méréseik idején, melynek oka inkább a kis mintaszámban keresendő, s nem az állományszerkezeti jellemző variabilitásában. A két eltérő (egyedi hajtások és monolit) mintavételből nyert LAI értékek viszont igen hasonlóak (esetünkben szignifikáns az élőhelyi különbség, vö. 3. táblázat). DE KROON és KNOPS (1990a) a *B. pinnatum* hajtás jellemzőit kétféle fény- és tápanyagellátottságnál vizsgálta. A kezeléskombinációk közül csak az erős megvilágítás és a tápanyagszegény közeg kombinációja idézett elő egyértelműen csökkentő hatást minden jellemzőnél (hajtásmagasság, hajtásterület, hajtásonkénti levélszám). A tápanyagellátottság az asszimiláló felület alakulását befolyásolta a legnagyobb mértékben. A fényhiány a hajtások megnyúlását eredményezte tápanyagellátottságtól függetlenül, amely a hollandiai sűrű mészkögyepekben előnyös a kedvezőbb fénykihasználás miatt. Ez az általunk vizsgált félárnyékos, cserjés típusú gyepe vonatkozóan igaz. Összehasonlítva eredményeinket, a *B. pinnatum* a holland kísérletekben hosszabb (min. kétszeres magasságú), de keskenyebb levelű (kb. fele területű) hajtásokat képzett, mint az általunk vizsgált élőhelyeken. A *B. pinnatum* hajtásmorfológiai jellemzői plasztikus választ adtak a heterogén fényklímájú környezetben (vö. 1–3. táblázat) DE KROON és KNOPS (1990a, 1990c) eredményeihez hasonlóan. Ezt a tényt erősíti MOJZES és mtsai (2003) hasonló fényklímájú élőhelyeken végzett átültetési és *in situ* vizsgálatai, igazolván a fűfaj levél- és hajtásmorfológiai, valamint levélfotokémiai plasztikusságát.

A források minél jobb kihasználása, a térbeli terjedés szempontjából a rizómás növények számára igen fontos a rügybank mennyisége, a merisztémák aktív vagy dor-mans állapota (DE KROON és SCHIEVING 1990). A *B. pinnatum* nagy mennyiségű alvó rügykészletet tart fenn minden körülmények között. Ez ismert az irodalomból e fajra vonatkozóan is (DE KROON és KNOPS 1990a). A fényintenzitás növekedése (sztyeppesedett típus) nem növelte szignifikánsan a rügyek aktivizálódását, a fényintenzitás nagy mérvű csökkenése viszont jelentősen csökkentette (vö. 1–2. táblázat). A rügykészlet megoszlásából (6. táblázat, 2001. év) viszont az derül ki, hogy a fennmaradás szempontjából a kedvezőtlenebb, nagyobb fényintenzitású helyen a fűfaj nagyobb energiát fektet be az aktív rügykészlet létrehozásába és fenntartásába mint a kisebb fényintenzitású helyeken. DE KROON és KNOPS (1990a) üvegházi kísérletében a kontrollhoz képest a többlet fény nem eredményezett jelentős rügy aktivizálódást. A rügykészlet nagyobb

mérvű, de nem szignifikánsan nagyobb aktivizálódását csak a tápanyag növelésekor tapasztalták. Az eltérés oka az lehet, hogy természetes körülmények között a környezeti heterogenitás nagyobb mérvű, mint mesterséges körülmények között, s a növény a természetes körülményekhez változatosabb módon alkalmazkodik. Árnyékban, az alacsony fényintenzitáson (fa alatti típus, 6. táblázat) a *B. pinnatum* a hajtásképzésre fordít több energiát, amely a jobb fénykihasználás megvalósítására utalhat. A környezet minőségére adhat választ a növény klonális növekedési mintázata, a rizóma ízköz hosszúsága (ún. futóhossz) és elágazási intenzitása (DE KROON és KNOPS 1990a, DE KROON és HUTCHINGS 1995). Esetünkben a hajtásrügyek közötti tarackhossz az ún. futóhossz és a tarackelágazódások száma az elágazási intenzitás. A konszolidációs növekedési stratégiájú növényfajokra (pl. *Brachypodium pinnatum*, *Phragmites australis*, *Solidago canadensis*) a nagy hajtássűrűség miatt rövid rizómahossz (tarackhossz) jellemző, amelyhez életképes rügybank társul (DE KROON és SCHIEVING 1990), s ezáltal a vegetációban uralkodó szerephez juthatnak. A *B. pinnatum* rizómahosszának eloszlási gyakoriságai a környezet (kétféle kezeléskombináció: fény és tápanyag) minőségének változásától függetlenül hasonló lefutásúnak mutatkoztak (DE KROON és KNOPS 1990a). Az átlagos tarackhosszra a fényintenzitás változásának nem volt befolyása, csak a tápanyagszint növelésének. A Szarkaberki-völgy heterogén fényklímájú élőhelyein a hajtásrügyek között mért átlagos tarackhossz értékek 2001-ben (5. táblázat) a környezet minőségétől való függetlenséget támasztják alá. Egy másféle időjárású évben, 2000-ben (4. táblázat), évszakosan nézve nem ilyen egyértelmű a helyzet. Feltételezhető, hogy *in situ* körülmények között, ahol – térben és időben – sok tényező hat a növényre, egy morfológiai, illetve fiziológiai válasz is többféle lehet, s csak hosszú távú vizsgálatokból tehetők általánosítások. Általában a rizomás (tarackos) fajok fényre adott válasza eltér az indás fajokétól, mivel a fényviszonyok megváltozására a rizóma kevésbé érzékeny, mint az inda, és elsősorban a raktározásban tölt be szerepet (DONG és PIERDOMINICI 1995, DE KROON és HUTCHINGS 1995).

A tarack egyedi mérete (hossza) befolyásolja a rajta lévő rügyek számát és az ún. klonális morfológiai jellemzőket (pl. tarack elágazások számát, a rametek közötti tarack hosszát) (DE KROON és KNOPS 1990a), ezért a *B. pinnatum* vitalitásának, tűrőképességének kiderítéséhez az egységnyi tarackhosszra vonatkoztatott rügyjellemzők alakulása nyújthat támpontot (vö. 4–5. táblázat). A teljes megvilágításnál, (sztyeppesedett típus), ahol az egésznapos, magas fényintenzitás mellett a hőterhelés és az időszakos vízhiány (MOJZES 2002, MOJZES és mtsai 2003) következményeinek is ki van téve a fűfaj, a többi élőhelynél szignifikánsan nagyobb aktivizálódott rügykészletet tart fenn a növény a vegetációs periódus nagy részében (4–5. táblázat), amely valamiféle 'ugrásrakész' állapotnak feleltethető meg. E nagyobb aktivizálódott rügykészlet pontos szerepe még nem ismert. Elképzelhető, hogy a rigorózus körülmények elviselésében és/vagy az erősödő konkurrencia kivédésében lehet szerepe, hiszen pl. a sztyeppesedett típusban több nagytermetű, erőteljes növekedésű faj él mint másutt. Az előző feltételezéshez adalék ENDRESZ (2003) átültetési kísérlete, aki a Szarkaberki-völgy délies kitétséggű oldalára telepített növénymintáknál azt tapasztalta, hogy a *B. pinnatum* hajtásképzése a kontroll területhez (ÉK-i oldal) viszonyítva őszre újra intenzívvé válik. Így biztosítható a tarack tartaléktápanyaggal való feltöltődése a növény következő évi kihajtásához. A molyhos tölgyek alatti árnyékban a fényhiány hatására az egységnyi tarackhosszon szignifikánsan több hajtás képződik. A fényhiány hajtásképződést növelő, rizóma (tarack) képződést

csökkentő hatását észlelte McINTYRE (1970, 1972, in: COOK 1985) *Agropyron repens* esetében. A hajtásképződés fokozódása vagy az aktivizálódott rügymennyiség növekedése a rügymegoszlásoknál kapott eredményekkel megegyezik, s azt jelzi, hogy a növény a változatos fényklímájú élőhelyeken eltérő 'túlélési taktikával' élhet.

Mind a monolit mintára, mind a morfológiai egységre vonatkoztatott eredményeink alapján a *B. pinnatum* hajtás (levél) és tarack jellemzőiben kimutatható a fenotípusos változatossága az eltérő fényklímájú állománytípusokbeli viselkedése alapján. MOJZES (2002), valamint MOJZES és mtsai (2003) hasonló megállapításra jutottak a *B. pinnatum* esetében, különösen alacsony fényintenzitáson érvényesülő hatékony levél- és hajtás-morfológiai, valamint levélfotokémiai plasztikusságát hangsúlyozzák.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm VIRÁGH KLÁRÁNAK a kutatások elvégzésének lehetőségét. Őszintén köszönöm KALÁPOS TIBORNAK és OBORNY BEÁTÁNAK segítőkézségét, a kéziratához fűzött jobbító szándékú észrevételeit. A vizsgálatokat az OTKA T- 030459 sz. pályázata támogatta.

IRODALOM – REFERENCES

- ACKERLY D. 1997: Allocation, leaf display and growth in fluctuating environments. In: Plant resource allocation (Eds.: BAZZAZ F. A., GRACE J.). Academic Press, San Diego, pp. 231–264.
- BOBBINK R., WILLEMS J. H. 1987: Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland: a threat to a species rich ecosystem. *Biological Conservation* 40: 301–314.
- BOBBINK R., DUBLEDEN K. D., WILLEMS J. H. 1989: Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland. *Oikos* 55: 216–224.
- BOTTA-DUKÁT Z., DANCZA I. 2001: Effect of weather conditions on the growth of *Solidago gigantea*. In: Plant invasions: species and ecosystem management (Eds.: BRUNDU G., BROCK J., CAMARDA I., CHILD L., WADE M.). Backhuys Publ., Leiden, pp. 47–54.
- COOK R. E. 1985: Growth and development in clonal plant populations. In: Population biology and evolution of clonal organisms (Eds.: JACKSON J. B. C., BUSS L. W., COOK R. E.). Yale University Press, N.Y., pp. 259–296.
- DE KROON H. 1990: In search of a foraging plant – the clonal growth of *Brachypodium pinnatum* and *Carex flacca*. Ph.D. thesis, University of Utrecht.
- DE KROON H., HUTCHINGS M. J. 1995: Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 143–152.
- DE KROON H., KNOPS J. 1990a: Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* 59: 39–49.
- DE KROON H., KNOPS J. 1990b: Biomass and nutrient allocation in two chalk perennials in relation to shoot and rhizome morphology. In: The search of a foraging plant. The clonal growth of *Brachypodium pinnatum* and *Carex flacca* (Ed.: DE KROON H.). Ph.D. thesis, Univ. Utrecht, pp. 49–64.
- DE KROON H., KNOPS J. 1990c: Growth characteristics of two chalk grassland perennials under different levels of light and nutrient availability. In: The search of a foraging plant. The clonal growth of *Brachypodium pinnatum* and *Carex flacca* (Ed.: DE KROON H.). Ph.D. thesis, Univ. Utrecht, pp. 65–74.
- DE KROON H., SCHIEVING F. 1990: Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. In: Clonal growth in plants: regulation and function (Eds.: VAN GROENENDAEL J., DE KROON H.). SPB Acad. Publ., the Hague, pp. 113–130.
- DONG M., PIERDOMINICI M. G. 1995: Morphological and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected by different light supply. *Vegetatio* 116: 25–32.
- ELLENBERG H. 1988: Vegetation ecology of Central Europe. (4th ed.) Cambridge Univ. Press, Cambridge. 731 pp.

- ENDRESZ G. 2003: A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) fenológiai, morfológiai és fotokémiai sajátosságai, valamint mikorrhizáltsága kontrasztos égtáji kiterjedésekben. Diplomamunka (kézirat), ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest, 59 pp.
- FEKETE G., VIRÁGH K., ASZALÓS R., ORLÓCI L. 1998: Landscape and coenological differentiation of *Brachypodium pinnatum* grasslands in Hungary. *Coenoses* 13: 39–53.
- FEKETE G., VIRÁGH K., ASZALÓS R., PRÉCSÉNYI I. 2000: Static and dynamic approaches to landscape heterogeneity in the Hungarian forest-steppe zone. *J. Veg. Sci.* 11: 375–382.
- GRIME J. P., HODGSON J. G., HUNT R. 1988: Comparative ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman Ltd, London.
- KALAIPOS T., CSONTOS P. 2002: Variation in structural and functional leaf characteristics of manna ash (*Fraxinus ornus* L.) populations growing in ecologically contrasting habitats. *Plant Biosystems* 137: 73–82.
- KLIMES L.: Database: www.butbn.cas.cz/klimes
- MOJZES A. 2002: A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) hajtásmorfológiai és fotoszintetikus működési sajátosságai különböző mikroélőhelyi környezetben. Diplomamunka (kézirat), ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest, 95 pp.
- MOJZES A. 2003: A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) és az általa dominált félszáraz gyeptársulások jellemvonásai Nyugat-Európában és hazánkban. *Természetvédelmi Közlem.* 10: 51–72.
- MOJZES A., KALAIPOS T., VIRÁGH K. 2003: Plasticity of leaf and shoot morphology and leaf photochemistry for *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Flora* 98: 304–320.
- MOLNÁR E. 1996: Sztyeppré két fűfajának reprodukív hatékonysága. *Bot. Közlem.* 83: 180.
- SIMON T. 2000: A magyarországi edényes flóra határozója. (4. átdolg. kiadás) Nemzeti Tankönyvkiadó Rt., Budapest, 976 pp.
- VARGA Z., VARGA-SIPOS J. 1999: Szubmediterrán sziklai, száraz és félszáraz gyepek (*Brometalia erecti* Br.-Bl. 1936). Sudárhoznak gyepek (*Bromion erecti* Br.-Bl. 1936); Magyar aszatos szálkaperjegyepek (szubkontinentális-pannonfélszáraz gyepek) (*Cirsio-pannonici-Brachypodium pinnati* Hadac & Klika 1944). In: Vörös könyv Magyarország növénytársulásairól 2. (Szerk.: BORHIDI A., SÁNTA A.). TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 24–28; 41–66.
- VARGA Z., VARGA-SIPOS J., ORCI M., K., RÁCZ I. 2000: Félszáraz gyepek az Aggteleki-karszton: fitocönológiai viszonyok, egyenesszárnyú rovar-és lepkegyűtesek. In: Vegetáció és dinamizmus (Szerk.: VIRÁGH K., KUN A.). MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 195–238.
- VIRÁGH K. 1998: Vegetációdinamikai folyamatok irányítása xerotherm gyepekben. OTKA zárójelentés (kézirat), MTA ÖBKI, Vácrátót.
- VIRÁGH K., BARTHA S. 1998: Interspecific associations in different successional stages of *Brachypodium pinnatum* grasslands after deforestation in Hungary. *Tiscia* 31: 1–9.
- VIRÁGH K., BARTHA S., BOTTA-DUKÁT Z. 2000: Fine-scale coalition structure in *Brachypodium* grassland. Proceedings of IAVS Symposium, Opulus Press, Uppsala, pp. 365–368.
- WILLEMS J. H. 1982: Phytosociological and geographical survey of Mesobromion communities in Western Europe. *Vegetatio* 48: 227–240.

GROWTH OF *BRACHYPODIUM PINNATUM* (L.) P.B. IN HETEROGENEOUS LIGHT ENVIRONMENT

I. MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS

E. Molnár

Institute of Ecology and Botany of the Hungarian Academy of Sciences, 2163 Vácrátót, Hungary

Accepted: 28 October 2003

Keywords: *Brachypodium pinnatum* grasslands, light intensity, phenotypic variability, monolith sampling

Shoot and rhizome morphology were studied for *Brachypodium pinnatum* growing in three contrasting microenvironments in a forest-steppe vegetation mosaic developed subsequent the clearcutting of original xerothermic oakwoods on a loess substrate. The habitats examined differed mainly in light intensity (full shade under oak tree, half shade amongst shrubs and full sun in unshaded grassland). The aim of this study was to identify plant traits which may play important role in the dominance of this grass in the different habitat types.

Morphological characteristics displayed – sometimes considerable – differences between years of study (within the same habitat type), seasonal dynamics, and a number of significant differences between habitats as well. Most morphological variables attained the highest value in the half shade environment, while the lowest in full shade under oak canopy.

Three kinds of rhizome buds were distinguished (dormant, activated, and elongated buds, after DE KROON and KNOPS 1990) and the percentage distributions of bud bank was used for habitat comparisons. *B. pinnatum* maintains a large pool of dormant buds on its rhizome in each habitat type. The number of activated buds were the highest in the unshaded grassland, while elongated buds were most numerous in full shade, and similar trends were observed for values calculated for morphological units as well (e.g. number of activated buds per unit rhizome length).

According to the observed variation in shoot and rhizome morphology *B. pinnatum* attains the best growth in half shade as compared with full sun and full shade environments, that is in agreement with the species' stress tolerant competitor character and forest-steppe coenological affinity. In addition, the grass also showed remarkable morphological plasticity under the spatially heterogeneous light regime.

A DUNA-DRÁVA NEMZETI PARK GEMENCI TÁJEGYSÉGE VÍZI NÖVÉNYTÁRSULÁSAIRÓL

STETÁK DÓRA

MTA ÖBKI Magyar Dunakutató Állomás, 2131 Göd, Jávorka Sándor u. 14.

Elfogadva: 2003. október 21.

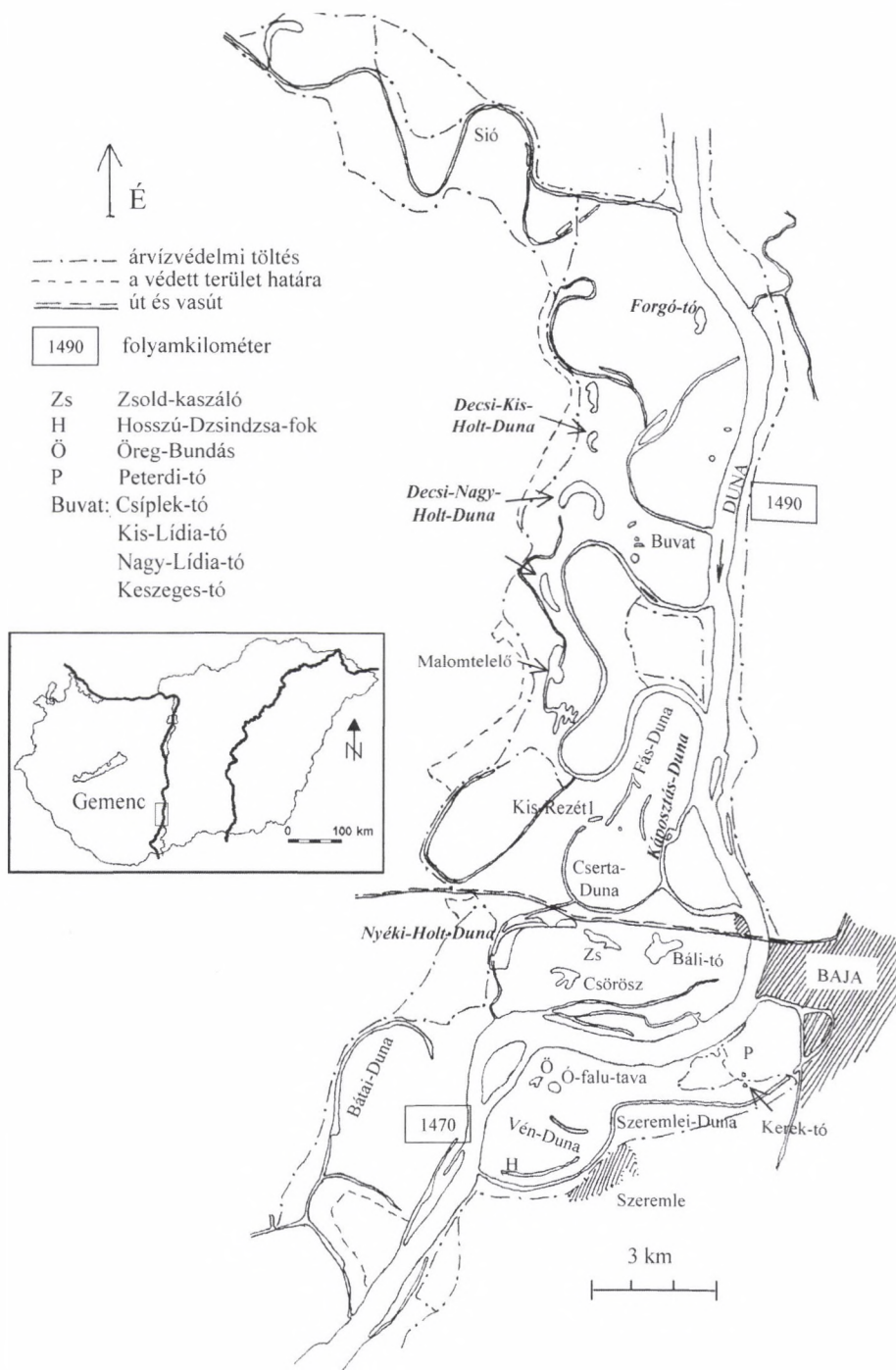
Kulcsszavak: makrofiton, hínártársulás, holtág, időszakos víz, Duna, vegetációtérkép

Összefoglalás: A dolgozat a Duna-Dráva Nemzeti Park Gemenci Tájegysége vizein folytatott florisztikai és cönológiai kutatásaink eddigi eredményeit mutatja be. Az általunk vizsgált 25 víztestben 32 edényes hínárfajt és 7 csillárkamoszat-fajt találtunk, ezek közül négy edényes faj csak állandó, másik négy faj és a csillárkamoszatok pedig csak időszakos vizekben fordulnak elő. A Gemenci Tájegységre az eutróf állóvízi hínárfajok jellemzők. Az adventívek aránya kicsi. A következő társulásokat figyeltük meg: *Lenno minoris-Spirodeletum*, *Salvinio-Spirodeletum*, *Ceratophylletum demersi*, *Elodeetum canadensis*, *Potametum lucentis*, *Myriophylletum spicati*, *Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae*, *Ceratophyllo-Nymphaeetum albae*, *Nymphoidetum peltatae*, *Trapaetum natantis* és *Ranunculeto-Callitrichetum polymorphae*. Öt nagyobb holtágról vegetációtérképet készítettünk. A Gemenci Tájegység hínárvegetációja hasonlít a közeli mentett oldali csatornákéhoz és holtágakéhoz.

Bevezetés

A Duna-Dráva Nemzeti Park (DDNP) Gemenci Tájegysége a Dunamenti-síkság déli részén, a Duna 1498. és 1468. folyamkilométere között helyezkedik el, a jobb parton a Tolnai-Sárköz délkeleti részét, a bal parton a Mohácsi-sziget északi csücskét foglalja magába (1. ábra). Minthogy a szóban forgó területet a köznyelv röviden Gemencnek nevezi, fontosnak tartjuk megjegyezni, hogy eredetileg a Sió-torkolat és a Grébeci-Duna közötti rész neve volt „Gemenc”, amelyet a mai napig használnak ebben az értelemben is. A félreértések elkerülése végett ezért a továbbiakban a Gemenci Tájegység megnevezést használjuk.

A védett terület legnagyobb része hullámtér, ahol a Duna korábbi meanderezésének, továbbá a folyamszabályozásnak köszönhetően számos kisebb-nagyobb, a feltöltődés különböző stádiumában lévő mellék- és holtág, ártéri lapos található. A hínárokra vonatkozó első florisztikai adatok a XX. század elejéről származnak (BARTAL 1910, HOLLÓS 1911), 15 fajt említ BALANYI (1957, 1959), egyet-kettőt TÓTH (1958), KÁRPÁTI (1963), RADEMAKERS (1992) valamint FEHÉR és SCHMIDT (1998); ez az általunk megfigyelt fajok kevesebb, mint kétharmada (STETÁK 2000). A közeli csatornákon és holtágakon KÁRPÁTI (1963) és RÁTH (1978) számos cönológiai felvételt készített, a Gemenci Tájegység vizeiről azonban csupán egy felvétel ismert: *Trapaetum natantis* a Szeremlei-Dunából (KÁRPÁTI 1963). Látható tehát, hogy a területen a vízi növényzetet illető rendszeres florisztikai és cönológiai kutatások korábban nem folytak. Munkánk célja elsősorban a



1. ábra. A DDNP Gemenci Tájegysége a vizsgált vizekkel
 Figure 1. The Gemenc Area of the Danube-Drava National Park with the studied water bodies

Gemenci Tájegység vizeiben található hínárfajok és -takarsulások feltárása volt, jelen dolgozat az eddig elért eredményeket mutatja be, röviden kitérve az előfordulást meghatározó egyes körülményekre is.

Anyag és módszer

A mintaterületek kiválasztásánál a következő szempontokat vettük figyelembe: a mintaterületek legyenek természetes vagy természetközeli állapotúak, képviseljék a különböző feltöltődési stádiumokat és lehetőleg jól megközelíthetők legyenek. A vizsgált víztestek nevét és néhány tulajdonságát az 1. táblázat tartalmazza.

Az időszakos vizekben halászciszmbában, a holtágakon ladikkal közlekedtünk. Az alámerült hínárok vizsgálatához hosszú nyelű gereblyét használtunk, a vízmélységet horgászólommal ellátott, 20 cm-enként beosztott zsinór segítségével mértük. Minden mintavételi területen fajlistát készítettünk. A felvételezést 5×5 m-es (esetenként 4×4 m-es) mintanégyszetben, százalékos borításbecsléssel végeztük. A szálanként előforduló fajoknak + „értéket” adtunk. A cönológiai felvételeket 1996 és 1999 között, június és július hónapban készítettük, egyes vizeken többször is.

1. táblázat
Table 1

A Gemenci Tájegységben vizsgált vizek és egyes tulajdonságaik (* csak a meder területe)

The studied water bodies in the Gemenc Area and some of their properties

(1) Name of the water body, (2) Area, (3) Remarks (* area of the water bed)

Mintaterület neve (1)	Terület (2)	Megjegyzések (3)
Bács-Kiskun megye		
Baja	Báli-tó	7,4 ha*
	Cserta-Duna	16 ha
	Csörösz	1,5 ha*
	Hosszú-Dzsindzsa-fok	22,2 ha
	Káposztás-Duna	3,5 ha
	Kerek-tó	0,3 ha
	Kis-Rezétí- (Fás-) Duna	1,5 ha
	Kis-Rezét I	~1 ha
	Móric-Duna	6 ha
	Ó-falu-tava	4 ha
	Öreg-Bundás	4,7 ha
	Peterdi-tó	0,18 ha
	Szeremlei-Duna (Sugovica)	60 ha
Tolna megye	Szeremlei-Vén-Duna	4 ha
	Zsold-kaszáló	0,9 ha*
	Bátai-Duna	50 ha
	Nyéki-Holt-Duna	17 ha
	Csíplek-tó	0,15 ha
	Decsi-Kis-Holt-Duna	11 ha
	Decsi-Nagy-Holt-Duna	35 ha
	Kis-Lídia-tó	0,5 ha
	Malomtelelő	5,8 ha*
	Nagy-Lídia-tó	0,9 ha
	Keszeges-tó	1,9 ha
	Forgó-tó	23,7 ha
	„Kis-Forgó” keréknyomok	0,5 ha ~1 m ²
		a Forgó-tó öble, időszakos erdei utakon

Az értékelés során a víztesteket a vízborítás tartóssága szerint három kategóriába soroltuk: „állandó víz”, „az év nagyobbik részében vízzel borított terület” és „az év nagyobbik részében száraz terület”. Ezen csoportosítás segítségével állapítottuk meg, mely fajok részesítik előnyben az állandó, illetve az időszakos vizeket.

A víztesteket fajösszetétel alapján is csoportosítottuk. Ehhez a SYN-TAX 2000 programcsomagot (PODANI 2001) használtuk, prezencia-abszencia adatok felhasználásával korrespondencia-analízist végeztünk.

Öt holtágban (Forgó-tó, Decsi-Kis-Holt-Duna, Decsi-Nagy-Holt-Duna, Káposztás-Duna és Nyéki-Holt-Duna) 1:5000 méretarányú vegetációtérképet készítettünk, amelyen a társulásokat, ritkábban az uralkodó faj(oka)t tüntettük fel. A térképezéshez az 1:5000 méretarányra felnagyított erdészeti üzemtervi térképeket, az 1:25000 méretarányú katonai térképeket, valamint egy kb. 1:5600 méretarányú színes légifelvétel-sorozatot használtunk és a MOLNÁR és mtsai (1999) által leírt módszert alkalmaztuk. A terepi térképezést 1997 és 2000 között végeztük, többszöri terepbejárással. A végleges térképek előállításához a katonai térképeket számítógéppel beolvastuk, geokódoltuk, és az így kapott koordinátákat átvittük a szintén beolvasott, letisztázott vonalas vegetációtérképre, a nyiladékok keresztezési pontjainak segítségével. A geokódolást a Wasy WGeo 2.0, a térképek rajzolását az ArcView 3.2 számítógépes programmal végeztük. A nyomtatott vegetációtérképek hátterétől a katonai térképeket választottuk, elősegítendő a tájékozódást a területet kevésbé ismerők számára. A rendelkezésünkre álló légifelvételeken a vízi vegetációnak csak bizonyos elemei látszottak, a terepen sem állt rendelkezésünkre pontos távolságmérő eszköz, ezért a vegetációtérképek pontossága 10 m-es nagyságrendű.

A növényneveket SIMON (2001), a társulásneveket BORHIDI (2003) munkája alapján közöljük.

Eredmények

Florisztikai eredmények

A csillárkamoszatok fajai és lelőhelyeik:

Chara vulgaris L.: Bács-Kiskun megye, Baja: Pörbolyi-erdő, nyiladékon keréknyomban a Nyéki-Holt-Duna közelében, 1996. IV. 17., 1996. V. 16. és {Baja 90B és 91B erdő-részletek között} 1999. VII. 11.; Tolna megye, Decs: Buvat, keréknyomban a Csíp-lek-tó közelében {Decs 15, 16, 29 és 30 erdőtagok között}, 1998. VI. 19.

Chara braunii GMELIN: Bács-Kiskun megye, Baja: Csörösz, 1999. VII. 11.

Nitella capillaris (KROCKER) J. GROVES et BULLOCK-WEBSTER: Bács-Kiskun megye, Baja: Báli-tó, 1999. VI. 24.

Nitella gracilis (SMITH) AGARDH: Bács-Kiskun megye, Baja: Pörbolyi-erdő, nyiladékon keréknyomban a Nyéki-Holt-Duna közelében {Baja 90B és 91B erdő-részletek között}, 1998. VI. 25.

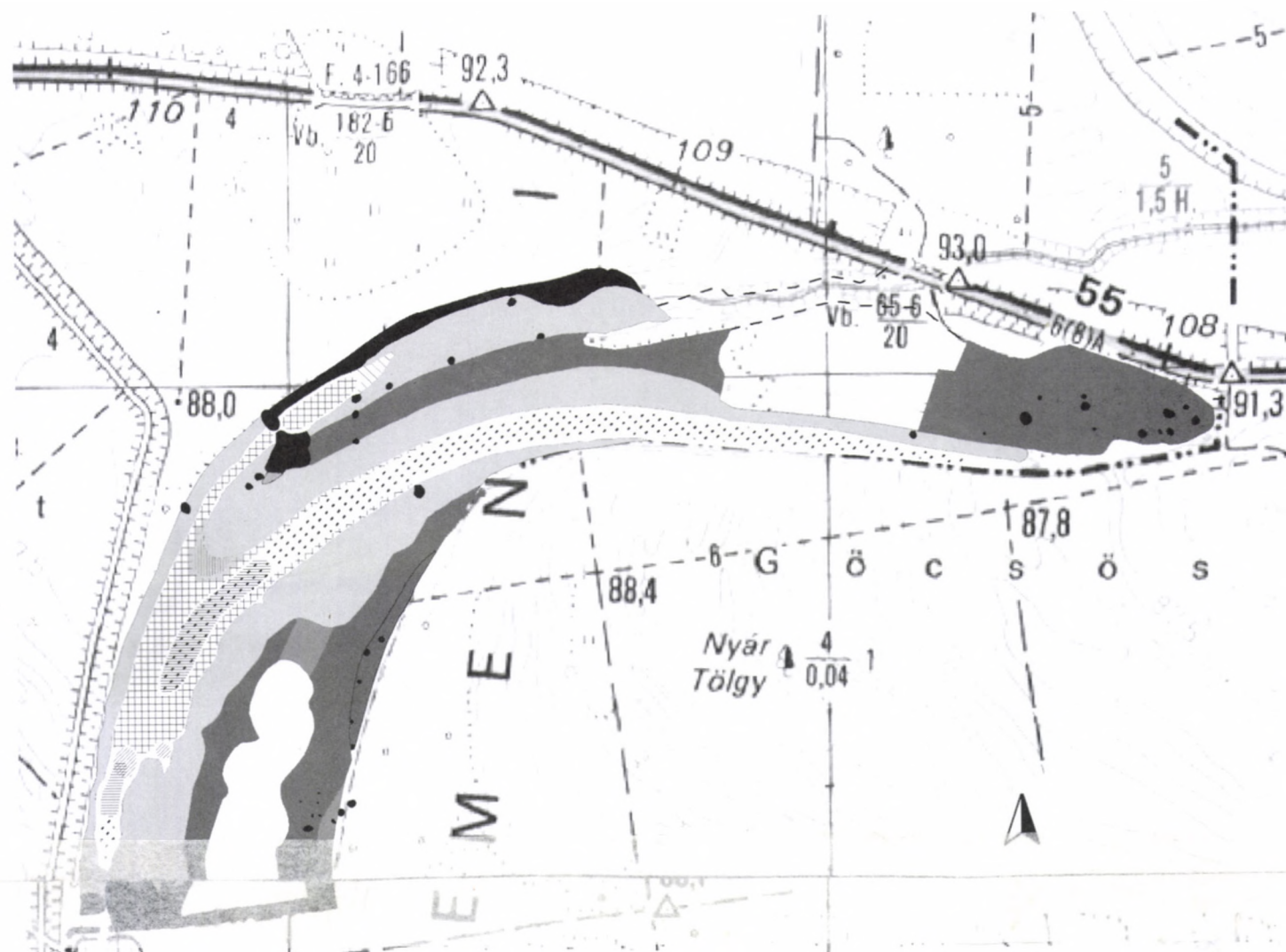
Nitella mucronata (A. BRAUN) MIGUEL: Tolna megye, Bába: a Nyéki-Holt-Duna Baja felőli végében, 1999. VII. 11.























Nitella syncarpa (THUILL.) CHEV.: Bács-Kiskun megye, Baja: Csörösz, 1999. VII. 11.

Tolypella intricata (TREN. ex ROTH) LEONH.: Bács-Kiskun megye, Baja: Zsold-kaszáló, a mederben (azaz a mocsári növényektől mentes középső részen) 20 cm vastag összefüggő szőnyeg, 1999. VIII. 3.

A vizsgált vizekben talált edényes hínárfajokat a 2. táblázat foglalja össze.

A fajok többsége honos, kivétel a nemrég megtalált (FEHÉR és SCHMIDT 1998) és terjedőben lévő *Azolla filiculoides* és a Szeremlei-Dunában tömegesen előforduló *Elodea canadensis*. A fajok elterjedése a vizek méretével nem, csupán állandóságával mutatott összefüggést. Csak állandó vizekben fordul elő a *Myriophyllum spicatum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, *Hydrocharis morsus-ranae*, többnyire állandó vizekben a *Trapa natans*, *Ceratophyllum demersum*, *Nymphoides peltata*; ezek többsége természetes kom-



- | | |
|---|---|
|  állandó víz / permanent water |  meder (hínár vagy egyéves növényzet) / basin (aquatic or annual vegetation) |
|  <i>Ceratophylletum demersi</i> |  <i>Schoenoplectetum lacustris</i> |
|  <i>Potametum lucentis</i> |  <i>Glycerietum maximae</i> |
|  <i>Potamogeton lucens</i> & <i>Ceratophyllum demersum</i> |  <i>Phragmitetum communis</i> |
|  <i>Myriophylletum spicati</i> |  <i>Caricetum gracilis</i> |
|  <i>Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae</i> |  <i>Carici vulpinae-Alopecuretum pratensis</i> |
|  <i>Ceratophyllo-Nymphaeetum albae</i> |  magányos fa / single tree |
|  <i>Nymphoidetum peltatae</i> |  erdő, facsoport, bokorcsoport / forest, group of trees or bushes |
|  <i>Trapaetum natantis</i> |  fok / ditch |
|  ritkás tavi kákás / sparse population of <i>Scirpus lacustris</i> ssp. <i>lacustris</i> |  út, ösvény / road, pathway |
|  <i>Scirpus lacustris</i> ssp. <i>lacustris</i> & <i>Potamogeton lucens</i> | |
|  vízben álló harmatkása / aquatic population of <i>Glyceria maxima</i> | |

2. ábra A Nyéki-Holt-Duna vegetációtérképe
Figure 2. The vegetation map of the oxbow lake "Nyéki-Holt-Duna"

petitor (BORHIDI 1993). Csak időszakos vizekben találtuk a következő fajokat: *Potamogeton gramineus*, *Callitriche cophocarpa*, *Ranunculus trichophyllus*, *Potamogeton trichoides* és csillárkamoszatok; ezek többsége természetes pionír.

A 2. táblázat a vizeket és a fajokat a korrespondencia-analízis eredményének megfelelően csoportosítva mutatja be. Az 1. és 2. csoport közepesen fajgazdag, állandó vizeket foglal magába, ahol szinte kizárólag gyakori fajokat találunk. A 3. és 4. csoportba alacsony-közepes fajszerű, állandó és időszakos vizek is tartoznak. A nagyobb, fajgazdag holtágak alkotják az 5. csoportot. A 6. csoportba két időszakos víz tartozik, jellemző rájuk a gyakori fajok kis száma és a sok ritka faj. A 7. számú tulajdonképpen nem valódi csoport, hanem a fajösszetételük alapján a többitől teljesen különálló vizek gyűjteménye. A kapott csoportok részben magyarázhatók a vizek állandóságával, nem magyarázhatók viszont a vizek méretével. Egyes esetekben a térben egymáshoz közel elhelyezkedő vizek fajösszetétele nagyon hasonló (Cserta-Duna és „Kis-Rezét I” nevű víz, Szeremlei-Vén-Duna és Hosszú-Dzsindzsa-fok, Zsold-kaszáló és Csörös). További vizsgálatok végzendők annak megállapítására, hogy milyen szerepet játszott a fajösszetétel kialakításában a vizek története, itt nem tárgyalt fizikai és kémiai tulajdonságai és a véletlenszerűség.

A vizsgált holtágak közül messze a legfajgazdagabbak a Nyéki-Holt-Duna és a Szeremlei-Duna (22 faj); adventív fajokat a Szeremlei-Dunában, a Cserta-Dunában és a Kis-Rezétéi- (Fás-) Dunában találtunk. A nagy holtágak dominancia-viszonyaik alapján a következőképpen csoportosíthatók:

1. a Nyéki-Holt-Duna (2. ábra) kisebb, fajgazdag, *Nuphar lutea* valamint alámerült, lebegő (*Ceratophyllum demersum*) és gyökerező hínár (*Potamogeton lucens*) dominálta holtág, ahol a *Trapa natans* csak kis mennyiségben fordul elő;

2. a Decsi-Nagy-Holt-Dunában (3. ábra) és a Forgó-tóban (4. ábra) a *Trapa natans* uralkodó;

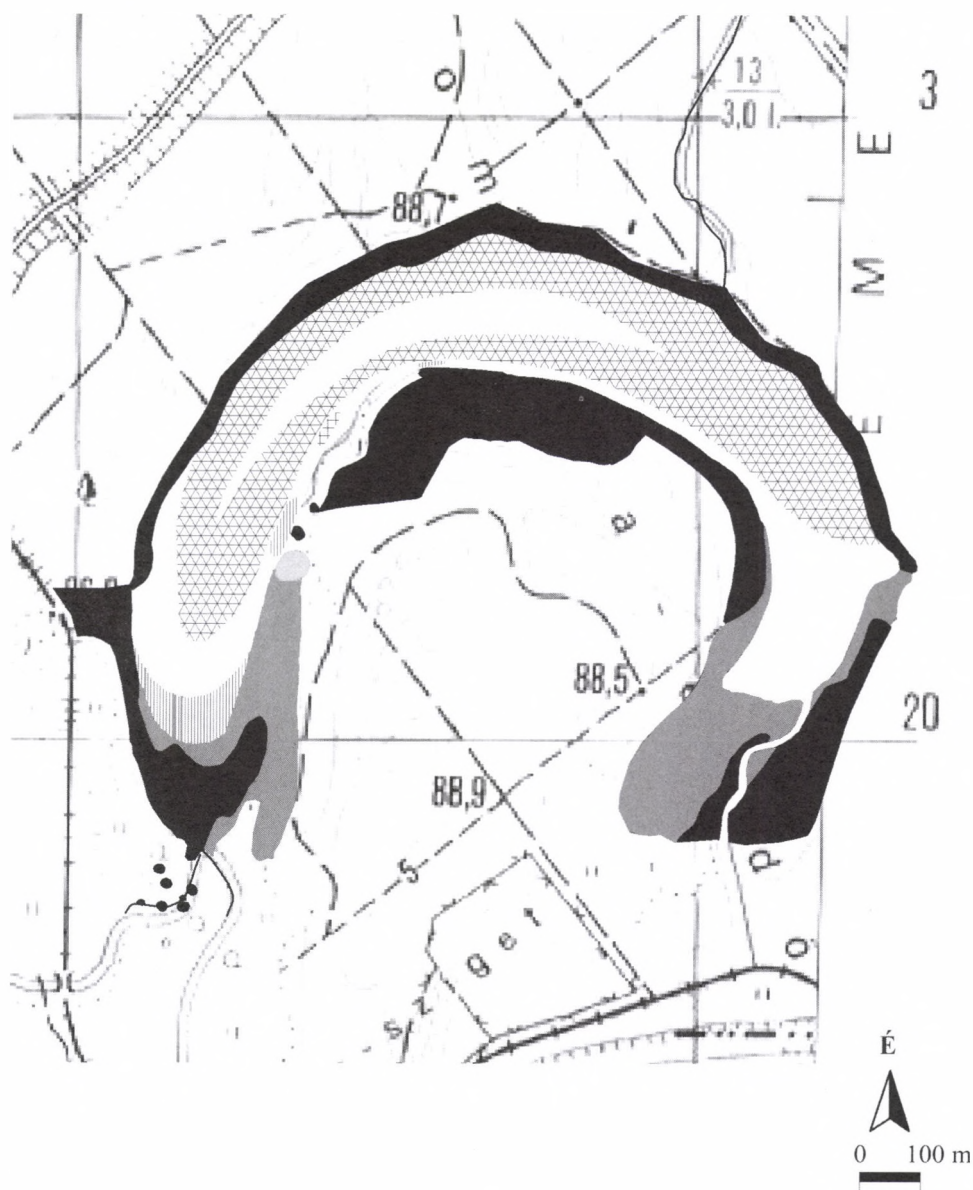
3. a Káposztás-Dunában (5. ábra) és a Cserta-Dunában mind a *Nuphar lutea*, mind a *Trapa natans* nagyobb mennyiségben megtalálható, a vízitők a sekélyebb, a sulyom a mélyebb részeket foglalja el; ezekhez hasonló a Decsi-Kis-Holt-Duna (6. ábra), de ott mindemellett az alámerült gyökerező hínár (*Myriophyllum spicatum*) is jellemző.

Társulástani eredmények

***Lemno minoris-Spirodeletum* W. KOCH 1954, kisbékalencse-hínár és**

***Salvinio-Spirodeletum* SLAVNÍČ 1956, vízipáfrány-társulás**

A békalencsehínárok jellemző és uralkodó fajai a vizsgált területen a *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza* és *Salvinia natans*. A társulásba sorolást megnehezíti, hogy az említett fajok majdnem minden lehetséges kombinációban előfordulnak (3. táblázat). A békalencsék és/vagy a rucaöröm a vízfelszínt teljesen beborítják, ez alatt a *Ceratophyllum demersum* második szintet alkothat, akár 100%-os borítással. A vízipáfrány-társulásban a bojtos békalencse dominanciáját nyár végére felváltja a rucaöröm dominanciája. A békalencsehínárok általában a fél méternél nem mélyebb vizekben fordulnak elő, a kisebb, esetenként árnyékos vizekre jellemzők, kivétel ez alól a Bátai-Duna és a Szeremlei-Duna Baja felőli vége. Rendszerint fajszegény társulások (felvételenként 2–5 faj), nagyobb holtágak partközeli állományaiban azonban számos kísérőfaj előfordulhat (94. és 276. felvétel).



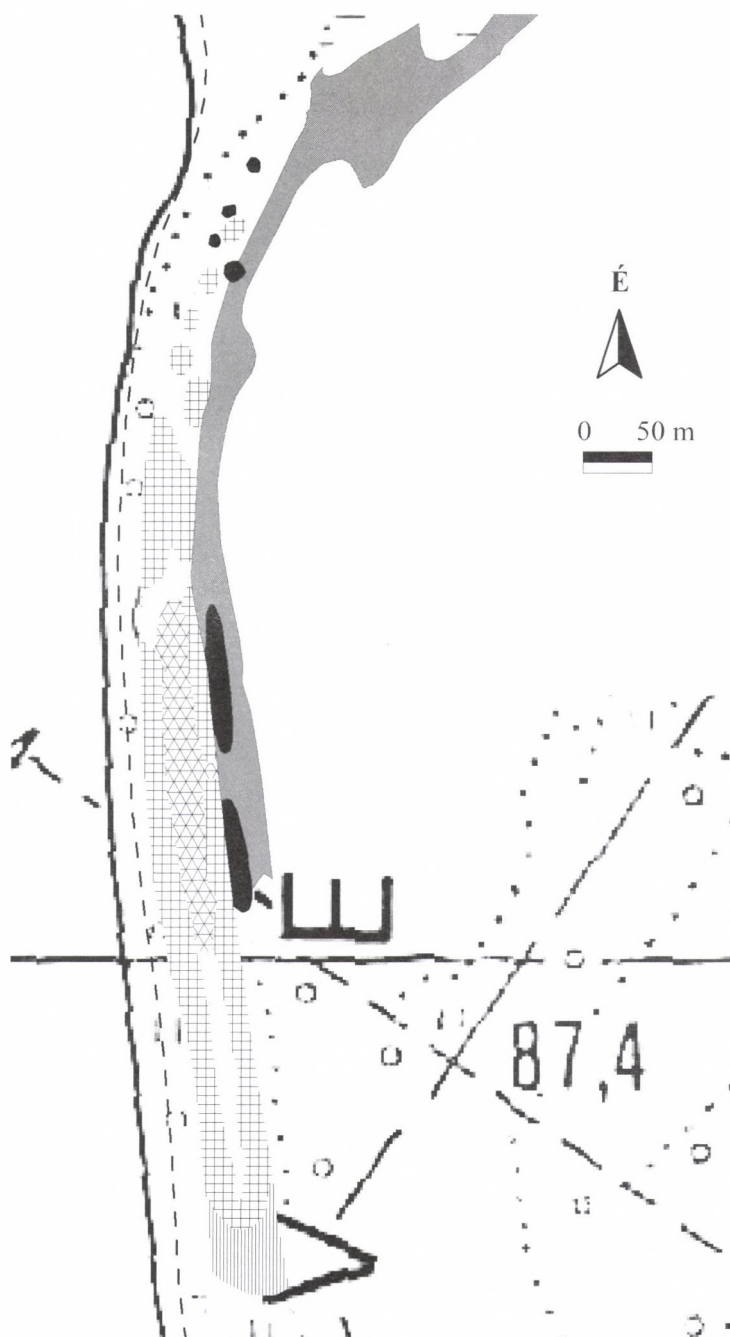
3. ábra A Decsi-Nagy-Holt-Duna vegetációtérképe
(Jelmagyarázat: lásd a 2. ábránál)

Figure 3. The vegetation map of the oxbox lake "Decsi-Nagy-Holt-Duna"
(Legend: see Figure 2)



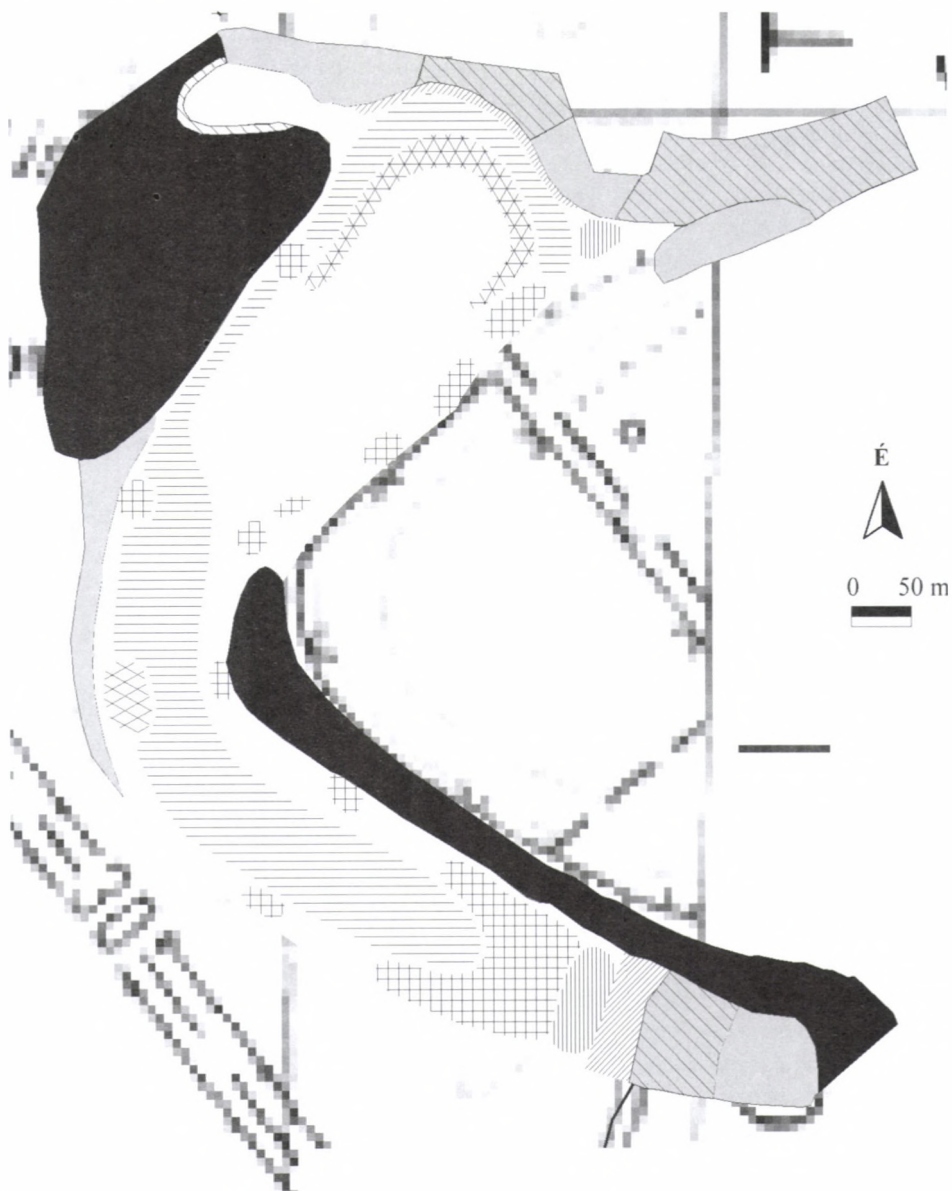
4. ábra A Forgó-tó vegetációtérképe
(Jelmagyarázat: lásd a 2. ábránál)

Figure 4. The vegetation map of the oxbox lake "Forgó-tó"
(Legend: see Figure 2)



5. ábra A Káposztás-Duna vegetációtérképe
(Jelmagyarázat: lásd a 2. ábránál)

Figure 5. The vegetation map of the oxbox lake "Káposztás-Duna"
(Legend: see Figure 2)



6. ábra A Decsi-Kis-Holt-Duna vegetációtérképe
(Jelmagyarázat: lásd a 2. ábránál)

Figure 6. The vegetation map of the oxbox lake "Decsi-Kis-Holt-Duna"
(Legend: see Figure 2)

***Ceratophylletum demersi* HILD 1956, érdes tócsagazhínár**

Az érdes tócsagaz a Gemenci Tájegység egyik leggyakoribb hínárfaja, szinte minden általunk vizsgált, az év nagyobbik részében víz alatt lévő területen előfordult. Összefüggő békalencse- vagy vízitők-szőnyeg alatt is képes sűrű állományokat létrehozni. Önálló állományai elsősorban a 35–60, illetve a 120–160 cm-es vízmélység-tartományban találhatók (4. táblázat), a köztes vízmélységeknél rendszerint más fajokkal együtt fordul elő (ekkor nem a tócsagazt tekintettük dominánsnak, ezért hiányzik ott a tócsagazhínár mint társulás). A felvételenkénti fajszám viszonylag alacsony, ezzel szemben az össz fajszám magas, az érdes tócsagazon kívül a társulásnak nincs más domináns és szubdomináns faja, a fajösszetétel esetleges. Tartósan meleg idő esetén fonalas zöldalgák szaporodnak el az érdes tócsagaz felett.

***Elodeetum canadensis* EGGLEY 1933, átokhínáros**

Átokhínár a vizsgált területen csupán a Szeremlei-Dunában fordul elő (5. táblázat), ott azonban a holtág egész hosszában. Legnagyobb tömegben Szeremlénél a révnél található, ez valószínűleg a falu közelsége, valamint az intenzív horgászat következménye. Meleg nyarakon virágzó példányokat is megfigyeltünk.

***Potametum lucentis* HUECK 1931, üveglevelű békaszőlőhínár és egyéb, békaszőlős állományok**

Az üveglevelű békaszőlő az általunk vizsgált vizek mintegy felében fordult elő, függetlenül a kiszáradástól, önálló társulást azonban csak a Nyéki-Holt-Dunában (6. táblázat) és a Csörösön alkot. Kísérőfajként minden esetben szerepelt a *Ceratophyllum demersum*, 1996-ban a fonalas zöldalgák jelenléte is gyakori volt. A felvételenkénti fajszám és az össz fajszám is viszonylag magas.

Az apró békaszőlő (*Potamogeton panormitanus*) 1996 nyár elején a Nyéki-Holt-Dunában kiterjedt állományokat alkotott, többnyire az üveglevelű békaszőlővel keveredve. Ezek az állományok a *Potametum lucentis*-től fajösszetételükben nem, csupán a domináns fajban különböztek (6. táblázat); meglehetősen fajgazdagok. Hasonló, de fajszegényebb felvételeket közöl KÁRPÁTI (1963) a Szigetközről. Az apró békaszőlőt a későbbiekben csak szálanként találtuk.

Az előbbiektől erősen különböznek a fodros békaszőlő (*Potamogeton crispus*) állományai (6. táblázat), amelyekre jellemző a fajszegénység és a kis összborítás.

***Myriophylletum spicati* SOÓ 1927, füzéres süllőhínáros**

Noha a füzéres süllőhínárnak szárazföldi alakja is van, elsősorban a nagyobb, állandó vizű holtágakra jellemző, ezek közül is a Decsi-Kis-Holt-Dunában és a Forgó-tóban él a legnagyobb mennyiségben. A felvételek közül mindegyikben előfordult a *Trapa natans* és gyakori a *Ceratophyllum demersum* is (5. táblázat); a felvételenkénti fajszám és az össz fajszám egyaránt alacsony.

***Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae* W. KOCH 1926, tavirózsahínár és**

***Ceratophyllo-Nymphaetum albae* (V. KÁRPÁTI 1963) BORHIDI 2001, tündérrózsahínár**

A tavirózsahínár elsősorban a nagy, állandó vizű holtágakra jellemző (a Forgó-tóból hiányzik). A társulás szubkonstans faja a Gemenci Tájegységben a *Ceratophyllum demersum* (7. táblázat), amely akár 100%-os borítást is elérhet a vízitők levelei alatt.

A vizsgált víztestek és a bennük talált hínárfajok, a korrespondencia-analízis eredményének megfelelően
The studied water bodies with the macrophyte species found in them, grouped according to the result
SzMT: social behaviour types, (1): perma

				1							
	FLE	SzMT	állandó vízborítás (1) az év nagyobbik felében víz alatt (2) az év nagyobbik felében száraz (3)								
									</		

ta (a sötét mező azt jelzi, ha egy faj vízben előfordult; FLE: flóraelem, SzMT: szociális magatartás típus)
 espondence analysis (dark cells mean the occurrence of a species in a water body, FLE: floral element,
 , (2): mostly under water, (3): mostly dry)

4'

A felvételenkénti fajszám változó, az összes fajszám magas. A közelben lévő csatornában (KÁRPÁTI 1963) és a bátmonostori Fás-Dunában (RÁTH 1978) az érdes tócsagaz konstans faj. A csatornában emellett szubkonstans a társulásnévben szereplő *Myriophyllum verticillatum*, valamint a *Lemna trisulca*, a Fás-Dunában pedig a *Salvinia natans*.

A *Nymphaea alba* a Gemenci Tájegységben csupán három holtágban él: Decsi-Kis-Holt-Duna, Szeremlei-Duna, Nyéki-Holt-Duna (nagyobb mennyiségben csak az elsőben). A társulás mind a Gemenci Tájegységben, mind a közeli vizekben (KÁRPÁTI 1963, RÁTH 1978) viszonylag fajszegénynek mondható a felvételenkénti fajszám és az össz-fajszám tekintetében is. A Gemenci Tájegységben a *Myriophyllum spicatum* képez alámerült szintet közepes borítással (7. táblázat), a csatornában a *M. verticillatum* jellemző (KÁRPÁTI 1963), a Fás-Dunában pedig – a tavirózsahínárhoz hasonlóan – a *Ceratophyllum demersum* (RÁTH 1978).

A vizsgált területen ez a két társulás a 60–150 cm-es vízmélység-tartományban található, tehát a tündérfátyolhínárnál mélyebb, a sulymosnál viszont sekélyebb vízben. (Megjegyzendő azonban, hogy a felvételezéskor mért abszolút vízmélység függ a holtág vízállásától.) Míg a tavirózsahínárban kísérőfajként megjelenhet a *Nymphaea alba*, addig ez fordítva nem igaz.

***Nymphoidetum peltatae* (ALLORGE 1922) BELLOT 1951, tündérfátyolhínár**

A Gemenci Tájegység sekély vizekben való gazdagsága a tündérfátyol számára kedvező, ennek megfelelően nagyon elterjedt, beleértve a kiszáradó vizeket is (Nyéki-Holt-Duna, Decsi-Nagy-Holt-Duna, Decsi-Kis-Holt-Duna, Forgó-tó, továbbá: Káposztás-Duna, Cserta-Duna, Öreg-Bundás, Szeremlei-Duna, Nagy-Lídia-tó, stb.). A tündérfátyolhínár többnyire a sekély, 30–90 cm közötti tartományt foglalja el. A társulás szubkonstans fajtái a *Ceratophyllum demersum* és a *Trapa natans* (8. táblázat). A felvételenkénti átlagos fajszám és az össz-fajszám is magas.

***Trapaetum natantis* V. KÁRPÁTI 1963, sulymos**

A sulym szintén nagyon elterjedt a Gemenci Tájegységben; noha a víz átmeneti hiányát is elviseli, nagy állományai csak a nagy holtágakban (Cserta-Duna, Decsi-Nagy-Holt-Duna, Forgó-tó, Káposztás-Duna) fejlődnek ki, máshol csak szálinként fordul elő. A sulymos mindig a holtágak legmélyebb részét foglalja el, de – hasonlóan a tiszai holtágakhoz (TIMÁR 1954) – csak kb. 160 cm-es vízmélységig terjed. Kisebb mennyiségben előforduló szubkonstans faj a *Potamogeton crispus* (9. táblázat), emellett azonban mind a felvételenkénti átlagos fajszámot, mind az össz-fajszámot tekintve a Gemenci Tájegység legfajszegényebb hínártársulása. Erre a fajszegénységre már TIMÁR (1954) és KÁRPÁTI (1963) is felhívják a figyelmet. Mindemellett KÁRPÁTI felvételei fajgazdagabbak a mieinknél, szembetűnő különbség továbbá, hogy nála a kísérőfajok a *Lemnetea*-fajok közül kerülnek ki, konstans a *Ceratophyllum demersum*, szubkonstans a *Hydrocharis morsus-ranae* és a *Lemna minor*. A tiszai holtágakban szubkonstans a *Ceratophyllum demersum*, a Gemenci Tájegységben ez a faj III-as konstanciával fordul elő a sulymosban.

A keréknyomok hínárközösségei

A nehéz gépjárműveknek köszönhetően a nyiladékokon újra meg újra találkozhatunk viszonylag mély (20 cm), lassan kiszáradó keréknyomokkal. Ezekben az áradások után

3. táblázat
Table 3

Relevés from the communities *Lemno minoris-Spirodeletum*, *Salvinio-Spirodeletum* és egyéb békálenese-híniában készült felvételek
Lemno minoris-Spirodeletum, *Salvinio-Spirodeletum* and other communities dominated by acropleustophytes

sorszám	Lemno-Spirodeletum					Salvinio-Spirodeletum					339	328	94
felvételi helye és ideje	337	334	335	329	330	327	333	276	350	Nyéki-Holt-Duna mellett 1999.7.11.	Peterdi-tó 1998.7.14.	Nyéki-Holt-Duna 1996.7.30.	
kvadrátméret (m)	Bátai-Duna 1999.6.24.	Fás-Duna 1998.7.14.	Fás-Duna 1998.7.14.	Szeremlei-Duna 1998.7.14.	Szeremlei-Duna 1998.7.14.	Kerek-tó 1998.7.14.	Szeremlei-Duna 1998.7.14.	Szeremlei-Duna 1997.7.2.	Hosszú-Dzsidzsá- fok 1999.7.15.				
vízmélység (cm)	5x5	4x4	4x4	4x4	4x4	4x4	4x4	5x5	5x5	5x5	4x4	5x5	
összborítás (%)	180+ 100	20-50 100	50 100	45 100	40 100	15 100	30 100	25 100	20-? 100	20 90	50 100	55 100	
karakterfajok													
	99	90	70	40	35	.	.	+	5	75	95	0,1	
	+	.	+	.	15	15	+	50	
	1	10	30	60	65	100	99	99	80	.	.	.	
	Lemnetea												
	.	.	+	
	100	.	0,1	15	.	15	100	50	.	.	100	100	
	.	.	.	0,5	
	0,5	0,2	.	.	.	2	
	5	.	.	.	0,1	
	0,1	.	.	.	0,1	
	1	0,1	
	nagytermetű fonalas zöldségák												
Potametea													
Myriophyllum verticillatum	+	.	.	.	0,1	
Persicaria amphibia f. aqu.	
Phragmitetea													
Carex gracilis	2	
Glyceria maxima	+	
fajszám	5	2	4	4	3	2	3	9	3	2	4	8	

Felvételek a *Ceratophyllum demersum* társulásból
Relevés from the community *Ceratophyllum demersi*

sorszám	5	10	99	100	101	167	174	192	214	218	275	A-D (%)	K
felvétel készítésének helye és ideje	Nyéki-Holt Duna 1996.6.11.	Nyéki-Holt Duna 1996.6.12.	Nyéki-Holt Duna 1996.7.31.	Nyéki-Holt Duna 1996.7.31.	Nyéki-Holt Duna 1996.7.31.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Decsi-Kis-Holt Duna 1997.6.5.	Nyéki-Holt Duna 1997.6.6.	Nyéki-Holt Duna 1997.6.6.	Szeremlei-Duna 1997.7.2.		
vízmélység (cm)	160	80	140	140	150	85	40	47	35	50	60		
összborítás (%)	100	25	100	100	100	100	90	97	100	100	100		
karakterfajok													
<i>Ceratophyllum demersum</i>	100	25	100	100	100	100	90	95	100	97	100	25-100	V
Lenneacea													
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>			1								0,3	+1	II
<i>Lemna trisulca</i>		+							+			+	II
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	+	+									0,5	+0,5	II
nagytermetű fonális zöldalgák	65	5				+					60	+65	II
<i>Lemna minor</i>	+											+	I
<i>Salvinia natans</i>			0,1									0,1	I
Potametea													
<i>Potamogeton crispus</i>							0,2		25	0,1		0,1-25	II
<i>Myriophyllum spicatum</i>								8				8	I
<i>Myriophyllum verticillatum</i>										3		3	I
<i>Persicaria amphibia</i> f. aqu.											2	2	I
<i>Potamogeton lucens</i>										0,1		0,1	I
<i>Potamogeton panormitanus</i>		1										1	I
<i>Trapa natans</i>						10	0,2					0,2-10	I
Phragmitetea													
<i>Glyceria maxima</i>								0,2				0,2	I
<i>Schlotheimia lacustris</i>									4			4	I
fajszám	4	5	3	1	1	3	3	3	4	4	6		

5. táblázat
Table 5

Felvételek a *Myriophyllum spicatum* és *Elodeum canadensis* társulásokból
Relevés from the communities *Myriophyllum spicatum* and *Elodeum canadensis*

sorszám	<i>Myriophyllum spicatum</i>						A-D (%)	K	<i>Elodeum canadensis</i>
	189	191	194	203	164				
felvételi készítésének helye és ideje	Decs-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decs-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decs-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decs-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Forgó-tó 1997.6.4.				Szeremlét-Duna 1997.7.2.
vízmélység (cm)	95	60	45	65	50				35
összborítás (%)	100	100	100	100	100				100
karakterfajok									
<i>Elodea canadensis</i>									
<i>Myriophyllum spicatum</i>	100	100	100	100	100				90
Lemneta									0.1
<i>Ceratophyllum demersum</i>									
<i>Ranunculus circinatus</i>	5	1	0.2		1		0.2-5	IV	10
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>				1			1	I	+
<i>Spirodela polyrrhiza</i>									0.2
<i>Utricularia vulgaris</i>									+
nagytermetű fonalas zöldalgák			+				+	I	+
Potametea									0.5
<i>Triapa natans</i>	2	0.5	1	5	0.5		0.5-5	V	
<i>Potamogeton crispus</i>					0.5		0.5	I	
<i>Persicaria amphibia</i> f. <i>aqu.</i>									+
Phragmitetea									
<i>Carex gracilis</i>									1
<i>Carex vesicaria</i>									0.5
fajszám	3	3	4	3	4				11

6. táblázat
Table 6

Felvételek a *Potameton lucensis* társulásból, továbbá a *Potameton panormitanus* és a *P. crispus* dominálta állományokból
Relevés from the community *Potameton lucensis* and other stands dominated by *Potameton panormitanus* or *P. crispus*

sorszám	Potametum lucensis										A-D (%) K	Potamogeton panormitanus					Potamogeton lucens				
	1	8	95	98	104	110	210	213	216	3		9	12	16	173	169	273	151	209		
felvétel készítésének helye és ideje	Nyék-Holt-Duna 1996.6.11.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.30.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.11.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Szeremlei-Duna 1997.7.2.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.		
vízmélység (cm)	100	100	82	124	125	92	95	87	50	130	85	110	100	95	50	90	50	110			
összborítás (%)	70	100	100	100	100	100	100	100	100	100	98	98	100	30	26	20	12	18			
karakterfajok																					
Potamogeton lucens	70	100	70	85	100	75	98	80	80	70-100 V	30	45	10	+			
Potamogeton panormitanus	.	2	2 I	70	55	90	95			
Potamogeton crispus	2	15	.	2-15 II	15	6	10	10	8		
Potametea																					
Persicaria amphibia f. aqu.	1	1	.	.	2	1-2 II	.	1	+			
Trapa natans	.	.	.	0,1	0,1	.	.	1	.	0,1-1 II	2	0,5	10	0,5			
Nuphar lutea	.	+	+	+	.	+			
Myriophyllum spicatum	2	.			
Myriophyllum verticillatum			
Lemneae																					
Ceratophyllum demersum	+	20	100	100	2	80	3	20	80	+100 V	2	25	10	20	15	20	.	.	10		
Lemna trisulca	+	+	+	.	.	+		

6. táblázat folytatása
contd. Table 6

sorszám	Potamogeton lucensis										A-D (%) K	Potamogeton panormitanus					Potamogeton lucens				
	1	8	95	98	104	110	210	213	216	3		9	12	16	173	169	273	151	209		
felvételi készítésének helye és ideje	Duna 1996.6.11.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.30.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.			Nyék-Holt-Duna 1996.6.11.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Szeremlei-Duna 1997.7.2.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	
vízmélység (cm)	100	100	82	124	125	92	95	87	50			130	85	110	100	95	50	90	50	110	
összborítás (%)	70	100	100	100	100	100	100	100	100			100	98	98	100	30	26	20	12	18	
Salvinia natans	.	.	0,1	.	+	+0,1	II	
Lemna minor	+	+	I	+	+	
Spirodela polyrhiza	+	+	I	+	+	
Utricularia vulgaris	+	+	I	
Hydrocharis morsus-ranae	+	
nagytermetű fonalas zöldalgák	.	+	2	1	1	10	+	.	.	+10	IV	2	1	1	3	
Phragmites																					
Schoenoplectus lacustris	.	1	.	.	.	1	.	.	.	1	II	.	.	+	15	
Glyceria maxima	15	15	I	
fajszám	8	7	4	4	5	5	5	4	3			7	7	8	8	3	3	2	3	2	

7. táblázat
Table 7

Felvételek a *Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae* és *Ceratophyllo-Nymphaeetum albae* társulásokból
Relevés from the communities *Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae* and *Ceratophyllo-Nymphaeetum albae*

sorszám	<i>Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae</i>															<i>Ceratophyllo-Nymphaeetum albae</i>	
	7	19	21	92	105	106	206	211	212	217	154	190	196	197	201	A-D (%)	K
felvétel készítésének helye és ideje	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.30.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyék-Holt-Duna 1997.6.6.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	198	199
vízmélység (cm)	120	130	125	100	135	105	67	75	77	60	40	55	160	115	50	65	65
összborítás (%)	100	98	100	100	100	100	100	100	100	100	70	100	85	80	100	90	95
karakterfajok																	
<i>Nuphar lutea</i>	75	85	75	95	85	60	95	80	75	90	70	85	85	80	80	60-95	V
<i>Nymphaea alba</i>	4	10	.	1	.	3	.	.	6	2	1-10	II
Potametea																	
<i>Nymphoides peltata</i>	.	+	+	.	.	2	.	2	.	5	4	+5	II
<i>Potamogeton lucens</i>	.	+	15	5	1	+30	II
<i>Myriophyllum spicatum</i>	20	.	4	15	4-20	I
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	0,2	0,2	I
<i>Potamogeton crispus</i>	0,1	0,1	.	+	.	+10	I
<i>Potamogeton panormitanus</i>	70	2	2	2-70	I
<i>Trapea natans</i>	+	0,1	.	+0,1	I

7. táblázat folytatása
contd. Table 7

Myriophyllo verticillati-Nupharacetum luteae															Ceratophyllo-Nymphaetum albae				
sorszám	7	19	21	92	105	106	206	211	212	217	154	190	196	197	201	A-D (%)	K	198	199
felvétél készítésének helye és ideje	Nyékí-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyékí-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyékí-Holt-Duna 1996.6.12.	Nyékí-Holt-Duna 1996.7.30.	Nyékí-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyékí-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyékí-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyékí-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyékí-Holt-Duna 1997.6.6.	Nyékí-Holt-Duna 1997.6.6.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt-Duna 1997.6.5.
vízmélység (cm)	120	130	125	100	135	105	67	75	77	60	40	55	160	115	50			65	65
összborítás (%)	100	98	100	100	100	100	100	100	100	100	70	100	85	80	100			90	95
Lemnetaea																			
Ceratophyllum demersum	40	10	100	2	100	100	20	30	65	95	+	5	.	.	.	+100	IV	+	0,2
Lemna trisulca		+	+	+	+	II	.	.
Ceratophyllum submersum	.	.	.	0,2	0,2	I	.	.
Lemna minor	.	.	+	.	+	+	I	.	.
Salvinia natans	.	.	.	1	+1	I	.	.
Spirodela polyrrhiza	.	+	+	I	.	.
Utricularia vulgaris	.	+	.	0,1	+0,1	I	.	.
nagytermetű fonalas zöldalgák	+	1	1	.	5	25	+25	II	.	.
fajszám	6	10	7	6	4	5	5	4	5	3	2	4	2	4	4			4	4

Felvételek a *Nymphoidetum peltatae* társulásból
Relevés from the community *Nymphoidetum peltatae*

sorszám	4	96	111	150	152	156	165	168	170	195	200	272	A-D (%)	K
felvételi készítési helye és ideje	Nyék-Holt-Duna 1996.6.11.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Nyék-Holt-Duna 1996.7.31.	Decsi-Nagy-Holt- Duna 1997.6.3.	Decsi-Nagy-Holt- Duna 1997.6.3.	Decsi-Nagy-Holt- Duna 1997.6.3.	Forró-tó 1997.6.4.	Forró-tó 1997.6.4.	Forró-tó 1997.6.4.	Decsi-Kis-Holt- Duna 1997.6.5.	Decsi-Kis-Holt- Duna 1997.6.5.	Szeremlei-Duna 1997.7.2.		
vízmélység (cm)	115	85	90	35	40	40	30	40	35	30	55	60		
összborítás (%)	95	100	25	98	100	100	100	95	90	100	100	100		
karakterfaj														
<i>Nymphoides peltata</i>	75	99	70	97	99	100	100	95	80	100	100	99	70-100	V
Potametea														
<i>Trapa natans</i>	.	.	.	0,5	0,3	0,3	+	+	0,3	0,3	0,1	1	+1	IV
<i>Myriophyllum spicatum</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	.	1	10	+	+10	III
<i>Potamogeton crispus</i>	0,1	.	.	.	+0,1	II
<i>Elodea canadensis</i>	1	1	I
<i>Nuphar lutea</i>	+	.	8	+8	I
<i>Persicaria amphibia</i> f. aqu.	0,2	0,2	I
<i>Potamogeton lucens</i>	.	4	2	2-4	I
<i>Potamogeton panormitanus</i>	85	85	I
Lemnetae														
<i>Ceratophyllum demersum</i>	2	15	20	.	.	+	75	5	10	2	10	.	+75	IV
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	.	0,5	0,5	I
<i>Lemna trisulca</i>	+	+	I
<i>Salvinia natans</i>	+	0,2	+0,2	I
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	+	+	I
<i>Utricularia vulgaris</i>	+	+	+	I
nagytermetű fonalas zöldalgák	+	0,1	5	+5	II
Phragmitetea														
<i>Glyceria maxima</i>	5	.	6	.	.	.	5-6	I
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	.	.	3	40	.	.	.	3-40	I
fajszám	9	7	6	4	4	4	4	3	6	4	4	5		

9. táblázat
Table 9

Felvételek a *Trapa natans* társulásból
Relevés from the community *Trapa natans*

sorszám	155	161	162	163	166	171	176	177	178	180	A-D (%)	K
felvétel készítésének helye és ideje	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.3.	Decsi-Nagy-Holt-Duna 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.	Forgó-tó 1997.6.4.		
vízmélység (cm)	85	75	105	85	70	85	90	105	107	85		
összborítás (%)	95	95	95	90	98	100	100	100	100	100		
karakterfaj												
<i>Trapa natans</i>	95	92	95	90	95	100	100	100	100	100	92–100	V
Potametea												
<i>Potamogeton crispus</i>	.	3	+	.	2	0,2	.	1	5	10	+–10	IV
<i>Myriophyllum spicatum</i>	.	+	.	.	+	+	I
Lemneae												
<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	.	+	+	5	.	.	1	50	.	+–50	III
fajszám	2	3	3	2	4	2	1	3	3	2		

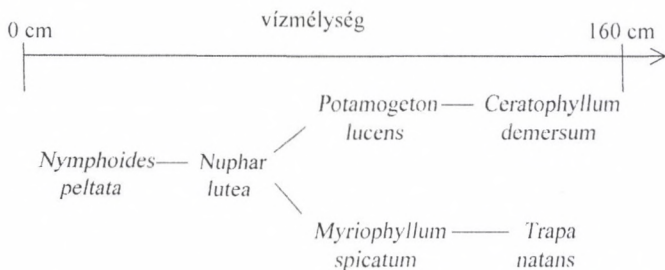
visszamaradt vízben kevés fajból álló, de jellegzetes, gyakran kétszintű hínárközösségek fejlődnek ki. Legjellemzőbb fajai a mocsárhúrok (*Callitriche cophocarpa* és *palustris*) és a csillárkamoszatok (*Chara vulgaris*, *Nitella gracilis*), ritkábban azonban előfordulhat *Lemna minor* és *Ranunculus trichophyllus* is. Amennyiben a közelben nagyobb, állandóbb víztest található, úgy a fajkészlet gazdagodik az abból besodródó fajokkal (pl: *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Potamogeton berchtoldii*). Feltételezzük, hogy ezek a közösségek a *Ranunculeto-Callitrichetum polymorphae* Soó 1927 társulásba tartoznak. Biztosat mondani azonban nehéz, mert erről a társulásról Soó (1927) óta csupán Pócs és mtsai (1958) közöltek felvételt; a Szőce-pataokban talált, *Callitriche polymorpha* dominálta fajszegény hínáregyüttest a *Ranunculeto-Callitrichetum polymorphae* Soó 1927 néven tárgyalják, de tulajdonképpen a *Glycerio-Sparganietum* vízfelszíni szintjének tekintik. BORHIDI (1996) ezt a társulást előbb *Batrachio trichophylli-Callitrichetum cophocarpace* (Soó 1927) Pócs in Pócs et al. 1958 néven említi, később (BORHIDI és SÁNTA 1999, BORHIDI 2003) módosítja a véleményét: „Soó (1927) Kolozs-vár környékéről leírt *Ranunculo trichophylli-Callitrichetum* társulásban a vízboglárka dominál, amely a nálunk tanulmányozott társulásból teljesen hiányzik, így valószínűleg nem azonos társulásról van szó” és a *Callitrichetum cophocarpace* Pócs (1958) 1998 névvel illeti. [Megjegyezzük, hogy amíg Soó a 97. és a 109. oldalon már valóban *Ranunculetum trichophylli* nevet használ (a 97. oldalon közölt felvételben a *Ranunculus trichophyllus* A–D értéke 4), addig a 80. oldalon közölt felvételben még egyértelműen a *C. polymorpha* (syn.: *C. cophocarpa*) dominál.]

A Soó (1927) által leírt társulástól a keréknyomok közösségei annyiban különböznek, hogy kisebb vízben fordulnak elő, viszont jellemző rájuk a csillárkamoszatok jelenléte. A Pócs és munkatársai (1958) által közölt felvételekhez képest mind élőhelyükben, mind fajösszetételükben meglehetősen eltérnek. Végül a Magyarország növény-társulásai (BORHIDI 2003) a *Callitrichetum cophocarpace* Pócs (1958) 1998 társulásánál olvasható jellemzéstől eltérően a víz visszahúzódása után a *Nanocyperion*-fajok helyett a Gemenci Tájegységben a *Persicaria hydropiper* dominál.

A térképezés eredménye

A közölt vegetációtérképek – a Káposztás-Duna kivételével – több év tapasztalatait foglalják össze, a legjellemzőbbnek talált vegetációs egységeket és határvonalakat tüntettük fel rajtuk. A különböző évek eltérő vízállás- és időjárási viszonyainak következtében az aktuálisan kifejlődő vegetáció a térképeken ábrázolttól nagyon eltérő lehet. A tavaszi-kora nyári magas vízállás következtében például a sulyom jóval nagyobb területet foglal el, mint általában, a tündérfátyol pedig alig fejlődik ki. Ilyen volt a 2003-as év, amikor a Decsi-Kis-Holt-Duna keskenyebbik felét teljes egészében a sulyom töltötte ki, holott ezen a részen általában a *Myriophylletum spicati* jellemző (6. ábra).

Általánosságban elmondható, hogy a nagyobb holtágakban a hínárfajok a vízmélységtől függően a 7. ábrán látható modell szerint helyezkednek el (az ábra nem szukcesz-sziós kapcsolatokat mutat be).



7. ábra. A hínárfajok elhelyezkedése a nagy holtágakban a vízmélység függvényében
Figure 7. Distribution of the macrophyte species in the large oxbow lakes depending on the water depth

Megvitatás

A Gemenci Tájegységben mind az állandó, mind az időszakos vizekben általában gazdag vízi vegetációt találunk, ami részben a vizek sekélységével magyarázható: kevés holtág éri el a három méteres mélységet. Fajai az eutróf állóvizeket (is) kedvelő fajok közül kerülnek ki. Jellemző a melegkedvelő fajok (*Nymphaea peltata*, *Salvinia natans*) széles körű elterjedése. A víz felszínén lebegő nem gyökerező fajok, noha a legtöbb vízben megtalálhatók, kisebb szerepet játszanak, az általuk alkotott társulások nem gyakoriak. Sokkal inkább meghatározóak az alámerült nem gyökerező, valamint a gyökerező úszó levelű és alámerült fajok. A hínárfajok elterjedése elsősorban a vízborítás állandóságával mutat összefüggést.

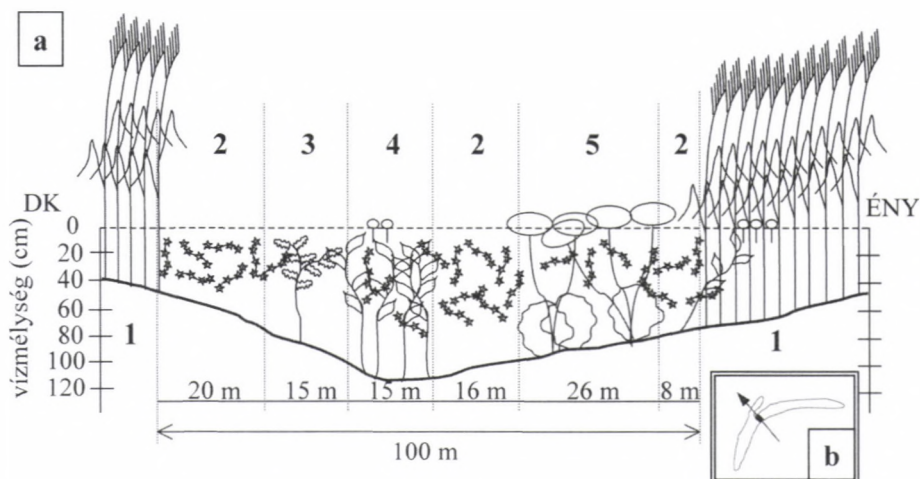
A regisztrált fajok többsége – mint a hínárfajok általában – kozmopolita, circumpoláris vagy eurázsiai elterjedésű. A szociális magatartás-típusokat tekintve hasonlóan egyszerű képet kapunk: a fajok legtöbbször kompetitor vagy természetes pionír, két-két faj pedig adventív (*Elodea canadensis*, *Azolla filiculoides*), illetve stressz-toleráns (*Potamogeton berchtoldii* és *P. trichoides*).

A Gemenci Tájegységben a jobb- és balparti vizek között – vegetációjukat tekintve – nem mutatkozik jelentős különbség.

A Nyéki-Holt-Duna a hínárvegetáció fajösszetétele és elhelyezkedése szempontjából hasonló a Bátmonostor melletti Fás-Dunához (RÁTH 1978) és a Tisza holtágaihoz (TIMÁR 1954), amennyiben a meder nagy részét kitölti a *Ceratophyllum demersum*, amely felett a sekélyebb részeken a *Nuphar lutea* dominál (8. ábra).

Bár mind az egyes felvételek, mind a társulások fajdiverzitása alacsony, mégsem teljesen egyformák. Homotonnak mondhatók a *Trapaetum natantis* és a *Myriophylletum spicati*, az összes társulás közül a sulymosban a legkisebb a felvételenkénti átlagos fajszám és az összefajszám. A leginkább heteroton asszociációk a *Ceratophylletum demersi* és a békalencsehínárok. A felvételenkénti átlagos fajszám a *Potamogeton lucens*, *Nymphaea peltata* és *Myriophyllum verticillatum*-*Nuphar*-*Nuphar lutea* társulásokban a legmagasabb.

Az általunk megfigyelt társulások többségét KÁRPÁTI (1963) és RÁTH (1978) is leírta a közeli mentett oldali csatornákból és holtágakból, bár gyakran más néven. Egyedül a *Lemna minoris-Spirodeletum*-ot nem említi egyik szerző sem, és ebbe a társulásba tartozó felvételt sem készítettek. A közeli csatornáknál társulásképző fajok közül a



8. ábra. a) A Nyéki-Holt-Duna keresztmetszete. 1: *Phragmitetum communis* (*Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Nymphaeoides peltata*, *Phragmites australis*, *Persicaria amphibia* f. *aquatica*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton lucens*, *Ranunculus circinatus*, nagytermetű fonalas zöldalgák), 2: *Ceratophyllum demersi* (*Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton lucens*, *Ranunculus circinatus*), 3: *Potamogeton crispus*, *Ceratophyllum demersum*, 4: *Potamogeton lucens* (*Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton lucens*, *Spirodela polyrrhiza*), 5: *Myriophyllum verticillatum*-*Nuphar lutea* (*Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*, *Ranunculus circinatus*). b) A keresztmetszet helye a Nyéki-Holt-Dunán

Figure 8 a) A cross-section of the oxbow lake „Nyéki-Holt-Duna”. b) The place of the cross-section

Gemenci Tájegységben ritka vagy hiányzik a *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna trisulca*, *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton natans*, *Stratiotes aloides*. A Gemenci Tájegység és a csatornák vegetációjában mutatkozó különbséget minden bizonnyal a víztestek eltérő eredete, jellege és használata okozza.

Felhasznált térképek

1:25000 katonai (Gauss-Krüger) térkép (1987) L-34-50-D-c, L-34-50-D-d, L-34-62-B-a, L-34-62-B-b, L-34-62-B-c, L-34-62-B-d, L-34-62-D-a, L-34-62-D-b

1:10000 erdészeti üzemtervi térkép DN-22-2 (1974), DN-22-3 (1976), DN-23-2 (1980), DN-23-3 (1979), DN-24-2 (1974), DN-24-3 (1979), DN-25-2 (1973), DN-25-3 (1979)

Színes légifelvételek (1991. november, M ~ 1:5600)

Köszönetnyilvánítás

A kutatásokat az OTKA (F 026134) és a Környezetvédelmi- és Területfejlesztési Minisztérium támogatja. A vegetációtérképek számítógépes elkészítésében FLORIAN HOFFMANN (Limnologische Station der Technische Universität München, Iffeldorf), ULRIKE WISSEN (ETH Zürich), VÁRADY GYÖRGY (FÖMI) és HORVÁTH FERENC (MTA ÖBKI) voltak segítségemre. A csillárkamoszatokat BUCZKÓ KRISZTINA (MTM Növénytar) határozta, segítségét ezúton is köszönöm. A lepréslt példányokat a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytarában helyeztük el.

IRODALOM – REFERENCES

- BALANYI L. 1957: A Bajai Állami Tanítóképző Jávorka Sándor Természettudományi Körének 1956/57. évi munkálatai. Baja, kézirat
- BALANYI L. 1959: A Bajai Állami Tanítóképző Jávorka Sándor Természettudományi Körének 1958/59. évi munkálatai. Baja, kézirat
- BARTAL K. 1910: Adatok Szekszárd környékének flórájához. *Botanikai Közlemények* 9(1): 33–40.
- BORHIDI A. 1993: A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai. JPTE Növénytan Tanszék, Pécs.
- BORHIDI A. 2003: Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- FEHÉR G., SCHMIDT A. 1998: Adventív vízipáfrányfaj egy gemenci holtágban: *Azolla filiculoides* LAM. *Botanikai Közlemények* 85(1–2): 57–61.
- HOLLÓS L. 1911: Tolna vármegye flórájához. *Botanikai Közlemények* 10(3–4): 89–108.
- KÁRPÁTI V. 1963: Die zöonologischen und ökologischen Verhältnisse der Wasservegetation des Donau-Überschwemmungsraumes in Ungarn. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 9(3–4): 323–385.
- MOLNÁR Zs., BÍRÓ M., BÖLÖNI J. 1999: Az élőhely-térképezés előkészítése. In: Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer XI. Élőhely-térképezés. (Szerk.: KUN A., MOLNÁR Zs.). Scientia Kiadó, Budapest.
- PÓCS T., DOMOKOS-NAGY É., PÓCS-GELENCSEI I., VIDA G. 1958: Vegetationsstudien im Örség. In: Die Vegetation Ungarischer Landschaften 2. (Szerk.: ZÓLYOMI B.). Akadémiai Kiadó, Budapest.
- PODANI J. 2001: SYN-TAX 2000 Computer Programs for Data Analysis in Ecology and Systematics. Scientia Kiadó, Budapest.
- RADEMAKERS, J. G. M. 1992: Vegetations-ökologische Untersuchung im Donau-Auenwaldgebiet von Gemenc, Südungarn. In: Floodplain Rehabilitation Gemenc, Working Document 1A, RIZA, Lelystad, The Netherlands.
- RÁTH B. 1978: Untersuchung der Laichkrautvegetation eines toten Armes in der Umgebung von Baja. *Annales Univ. Sci. Budapestinensis* 20-21: 137–153.
- SIMON T. 2001: A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok – virágos növények. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- SOÓ R. 1927: Geobotanische Monographie von Kolozsvár (Klausenburg). Studium Könyvkiadó, Budapest.
- STETÁK D. 2000: Adatok a Duna-Dráva Nemzeti Park Gemenci Tájegysége flórájához. *Kitaibelia* 5(1): 145–176.
- TIMÁR L. 1954: A Tisza hullámterének növényzete Szolnok és Szeged között I. Vízi növényzet (Potametea Br.-Bl. et Tx.). *Botanikai Közlemények* 44: 85–98.
- TÓTH I. 1958: Az Alsó-Dunaárterő erdőgazdálkodása, a termőhely- és az erdőtípusok összefüggése. *Erdészeti Kutatások* 5(1–2): 77–160.

MACROPHYTE COMMUNITIES OF THE GEMENC AREA OF THE DANUBE-DRAVA
NATIONAL PARK

D. Steták

Hungarian Danube Research Station of the Hungarian Academy of Sciences,
H-2131 Göd, Jávorka Sándor u. 14.

Accepted: 21 October 2003

Key words: macrophyte, communities, oxbow lake, astatic water, Danube, vegetation map

The paper presents the results of the floristical and vegetation studies made on the waters of the Gemenc Area of the Danube-Drava National Park (1498–1468 river km of the Danube; 46° 8′–46° 22′ N. L. and 18° 50′–18° 56′ E. L.). In the 25 studied water bodies, 32 higher macrophyte species and seven Charophyte species were found, from these four higher macrophytes live only in static waters, while other four higher macrophytes and the Charophytes live only in astatic waters. The species of eutrophic standing water are typical. The ratio of the adventive plants is low. We detected the following macrophyte communities: *Lemno minoris-Spirodeletum*, *Salvinio-Spirodeletum*, *Ceratophylletum demersi*, *Elodeetum canadensis*, *Potametum lucentis*, *Myriophylletum spicati*, *Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae*, *Ceratophyllo-Nymphaeetum albae*, *Nymphoidetum peltatae*, *Trapetum natantis* and *Ranunculo-Callitrichetum polymorphae*. We also made the vegetation maps of five large oxbows. The macrophyte vegetation of the Gemenc area is similar to but not the same to those of the canals and oxbows beyond the dike on the former floodplain of the river.

KÖNYVISMERTETÉS

CHILD L., BROCK J. H., BRUNDU G., PRACH K., PYŠEK P., WADE P. M., WILLIAMSON M.: **Plant Invasions. Ecological Threats and Management Solutions**
Backhuys Publishers, Leiden, 2003

A növényi invázióval foglalkozó kutatók és gyakorlati szakemberek által két évente megrendezett nemzetközi konferenciasorozat (International Conferences on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions) legfontosabb prezentációiból született kötetek hagyományosan fontos tájékoztató pontot jelentenek a problémakörrel foglalkozók számára. A jelen kötet, amely a 2001 szeptemberében, Loughboroughban, Angliában tartott konferencia anyagaiból született, immár ötödik alkalommal mutatja be a legfontosabb aktuális kutatások eredményeit és főbb irányvonalait.

A sorozat korábbi köteteivel összehasonlítva a legfeltűnőbb sajátosság, hogy kiemelkedően sok tanulmány foglalkozik imponálóan nagy, az adott keretek között teljességre törekvő adatbázisok feldolgozásával. FORMAN az Európába behurcolt amerikai eredetű, összesen mintegy 6000 faj adatai alapján tesztel különféle, az inváziós jelenségekkel kapcsolatos hipotéziseket, KÜHN és KLOTZ a német (913 adventív faj), PYÖEK, SÁDLO és MANDÁK a cseh (1378 adventív taxon), CELESTI-GRAPOW, DI MARZIO és BLASI a római (34 adventív és 300 őshonos faj) adventív flórát elemzik, míg hazánkból BALOGH, BOTTA-DUKÁT és DANCZA a hazai meghonosodott (149 taxon) és inváziós fajok adatbázisát (68 taxon) vizsgálja többféle szempontból. Az elemzések nem csupán önmagukban, hanem egymással összehasonlítva is igen érdekesek: a biológiai attribútumok és az inváziós sajátosságok összefüggése mellett metodológiai, történeti, kulturális kérdések is felmerülnek, és különösen érdekes az egyes iskolák eltérő megközelítése. Ugyancsak jelentős adatbázis feldolgozásán alapul WILLIAMSON munkája, amelyben 30 év adatai alapján veti össze számos idegen faj terjedési sebességét országos léptékben. Három tanulmány foglalkozik az adventív fajok térképezésével. Nagy erényük, hogy sem a dél-afrikai, sem a szardíniai, sem a lengyelországi elemzés nem tekinthető pusztán esettanulmánynak, hanem igen részletesen taglalják az egyes módszertanok, skálák lehetőségeit és korlátait.

Nem lehet véletlen, hogy külön alfejezet foglalkozik az egyes nemzetségeken belüli különböző inváziós veszélyt jelentő fajok, valamint egyes taxonok őshonos és adventív állományainak összehasonlításával. Mint az elemzésekben kiderül, az invázió mechanizmusaival kapcsolatban kulcskérdésekre világíthat rá az ilyesfajta megközelítés.

Első látásra talán furcsának tűnik a „Control” és „Management” alfejezetek szétválasztása. Az egyes tanulmányokat átolvasva azonban nyilvánvalóan indokoltnak tarthatjuk ezt a – sajnos a magyar szaknyelvben egyelőre nehezen visszaadható – különbségtételt. Az előbbi kifejezeten az egyes nemkívánatos növények visszaszorítását célzó kezelések technológiai jellegű kérdéseire koncentrálnak, míg az utóbbi az általánosabb tervezési, szervezési, projektértékelési problémákat taglalja. Egy, immár égetően szükséges hazai stratégia kidolgozásához rendkívül hasznos tanulságokkal szolgálnak ezek a tanulmányok.

A fentebb kiemelt témakörökön túl számos hasznos esettanulmányt tartalmaz a kötet, számos, hazánkban is jelentős veszélyt jelentő fajjal kapcsolatban. Meg kell jegyezni, hogy sajnos még mindig azokról az inváziós növényekről olvashatjuk a legtöbbet, amelyek Nyugat-Európában is elterjedtek. Mindez a jövőre nézve azt jelenti, hogy nagy feladat vár még a magyar szakemberekre. Ebben nyújthat nagy segítséget ez a színvonalas kötet a hazai botanikusok és természetvédők számára.

SZIGETVÁRI CSABA

AZ ADVENTÍV-TERMINOLÓGIA S. L. NÉGYNYELVŰ SEGÉDSZÓTÁRA, EGYBEN JAVASLAT EGYES SZAKSZAVAK MAGYAR MEGFELELŐINEK HASZNÁLATÁRA

BALOGH LAJOS

Savaria Múzeum, Természettudományi Osztály
9700 Szombathely, Kisfaludy S. u. 9., nathist.savmuz@axelero.hu

Elfogadva: 2003. október 29.

Kulcsszavak: adventív, szinantróp, ruderalis, invázió-ökológiai terminológia; görög/latin, angol, német, magyar szakszótár

Összefoglalás: Jelen munka az adventív-, valamint az ehhez szoros szálakkal kapcsolódó szinantróp, ruderalis, továbbá az újabb keletű invázió-ökológiai terminológia görög/latin, angol, német és magyar nyelvű szakszavainak gyűjteménye (mintegy 300 tétel), négy nyelvű szakszótára. Célja nem az egyes szakkifejezések értékelése, definíciójuk megadása, hanem kizárólag az utóbbi másfél évszázad szakirodalmában előforduló görög/latin szakkifejezések angol, német és magyar nyelvű átíratainak (angolosított, németesített és magyarosított alakjainak), valamint angol, német és magyar megfelelőinek megadása, párhuzamba állítása. A magyar növénytani szaknyelv ápolásának jegyében fogant további célja ennek bővítése: egyes, eddig csak idegen szóval illetett fogalmak ezúton javasolt magyar megfelelőire való javaslatlattétel.

*„Az ország, a nép még nem haza ...,
nincs más haza, csak az anyanyelv.”*

Márai Sándor

Közel másfél évszázada, hogy a növénytani szakirodalom a flóra alkotóelemeinek emberhez való viszonya szerint való osztályozására különleges, főként görög eredetű tudományos szakkifejezéseket is használ. Az adventív növényekkel, a növényzet szinantropizálódásával, vagy a ruderalis élőhelyekkel foglalkozó, továbbá az utóbbi évtizedekben kifejlődött invázió-ökológiai tárgyú szakszókincs – terminológia – megalkotása, bővítése, rendszerbe állítása és értékelése terén DE CANDOLLE-tól (1855) napjainkig jelentős számú botanikus tevékenykedett. E dolgozat jellege miatt most csak utalunk az irodalomjegyzékben található szerzőkre és műveikre, amelyek anyaggyűjtésünk alapját jelentették (cf. index litt.).

Az idegen nyelvű szakkifejezések magyarításában, magyar megfelelőik megalkotásában az első lépések BORBÁS (1893) nevéhez fűződnek. Majd fél évszázada, hogy e téren PRISZTER (1957) az addigi legjobb magyar nyelvű áttekintést adta. A későbbiek folyamán rajta kívül (PRISZTER 1960, 1969, 1997) még SOÓ (1964), VÁCZY (1980), TERPÓ (1983, 1994, 1996), UDVARDY (1997, 1998, 2000), valamint FACSAR és UDVARDY (2000) foglalkoztak behatóbban e kérdéskörrel. SIMON (1988), BORHIDI (1995) és NÉMETH (1995) a hazai flóra különböző szempontú osztályozásait tartalmazó munkáiban is találhatók ilyen vonatkozások. A Magyar Biológiai Társaság XXIV. Vándorgyűlésén e tanulmány szerzője mutatta be hasonló tartalmú poszterét (BALOGH mscr.). Ezzel pár-

huzamosan készült az a hazai tanulmány, amely elsősorban a növényi invázió-ökológia fogalmi definícióit, azok összefüggéseit kívánta megvilágítani (BOTTA-DUKÁT és mtsai 2002). A nemzetközi (főleg közép- és kelet-európai) és a hazai szakirodalomra is jellemző, hogy sajnos az idők folyamán az egyes fogalmak tartalma, egymáshoz való viszonya, rendszerezése terén különböző, olykor egymásnak ellentmondó, vagy következtetlenségekkel terhelt értelmezések láttak napvilágot.

Jelen munka nem értékelő céllal született, hanem az adventív- valamint az ehhez szoros szálakkal kapcsolódó szinantrop, ruderalis, továbbá az újabb keletű invázió-ökológiai terminológia görög/latin, angol, német és magyar nyelvű szakszavainak gyűjteménye, négy nyelvű szakszótára kíván lenni (mintegy 300 tétellel). Célja tehát nem az egyes szakszavak részletes definíciójának megadása (hiszen ez olykor többféle), hanem kizárólag az utóbbi másfél évszázad szakirodalmában előforduló görög/latin szakkifejezések angol, német és magyar nyelvű átíratainak (angolosított, németesített és magyarosított alakjainak) valamint angol, német és magyar megfelelőinek megadása, párhuzamba állítása. Ezeket kívánja összegezni, magyar vonatkozásban kiegészíteni, esetenként javításukra, illetve újak bevezetésére javaslatot tenni (I. táblázat). (A gyombiológia tárgykörét nem tárgyalja, de néhány fogalom esetében érinti.)

Itt szeretnénk utalni a nemzeti szaknyelvek ápolása érdekében általunk is követendőnek tartott gyakorlatra (MICHELBERGER 2001, BÖSZE 2002, GRÉTSY 2002, VÍZI 2002). Eszerint a két véglet, vagyis az idegen nyelvű szakkifejezések túlzott mértékű használata, valamint az ezeket teljesen kiküszöbölni igyekvő, purista szemlélet közötti közép-utas megoldásként egy-egy tanulmányban a nemzeti – esetünkben a magyar –, és az idegen nyelvű szakkifejezések párhuzamos, egymást magyarázó használatát javasoljuk. Anyanyelvünk, benne a növénytan magyar szaknyelve ápolásának és stílusunk szebbé tételének nemes feladatai mellett ezáltal a botanika tudományos eredményeinek szélesebb körben való érthetőségét, megismerhetőségét is elősegítjük.

A szakkifejezések elősorolása a második oszlopban lévő angol szavak abc-sorrendjét követi. Noha természetesen egy-egy szónak a gyakorlatban többféle, rokon értelmű jelentése is lehet, itt most többnyire csak a görög vagy latin szó megfelelő nyelvű, toldalékkal képzett (angolosított, németesített, magyarosított) átíratát, majd a nemzeti (angol, német, magyar) nyelvű, közvetlen jelentésbeli megfelelőket állítottuk egymás mellé. Ezt a sorrendet csak didaktikai okból, és nem az átíratos alakoknak a lefordított megfelelőkkel szemben való előnyben részesítése miatt alkalmaztuk, hiszen nem titkolt célunk – esetünkben például – a magyar szakszavak gyakoribb használatának felkarolása. Utóbbiak egy része már eddig is ismert volt (cf. lit. Hung.), más részük azonban először itt szereplő szaknyelvi újítás, *dőlt betűkkel* és az ötletgazda névjegyével jelölve (proposer): ^{BI)} BAGI István, ^{BL)} BALOGH Lajos, ^{BDZ)} BOTTA-DUKÁT Zoltán, ^{DI)} DANCZA István, ^{MG)} MATUS Gábor, ^{MZS)} MOLNÁR Zsolt, ^{S/Cs)} SZIGETVÁRI Csaba, ^{UL)} UDVARDY László javaslata; ^{a)} a szakirodalomban még nem talákoztunk vele, helyi fordítás (form of term which we have never seen in the literature in the given language; translated here).

Az utolsó (Br. No. jelű) oszlopban szereplő számok BRUNDU és mtsai-nak (2001) RICHARDSON és mtsai (2000) fogalmi revíziós munkája alapján történt jelentéscsoport-besorolásaira utalnak (helyenként kisebb módosításokkal): 1) őshonos faj (native species); 2) idegen faj (alien species); 3) idegen, meghonosodott, nem inváziós faj (alien species, naturalised, non-invasive); 4) idegen, meghonosodott, inváziós faj (alien species, naturalised, invasive); 5) alkalmi idegen faj (casual alien species); 6) átalakító

faj (transformer species); 7) gyom (weed). A BRUNDU és mtsai (2001) munkájából hiányzó, de itt szereplő kifejezésekhez általunk hozzáfűzött kategóriákat *dőlt számokkal* jelöltük (*italicized numbers are completed here*).

Az alábbi szótár közel másfél évszázad szakszókincsének összegyűjtésére tett kísérletet (a teljesség igényének a mielőbbi megjelenés gyakorlati előnye szabott határt). Ezek jó része azonban már nem, vagy csak ritkán, egyes iskolák által használatos. Ezért a napjainkban is élő, gyakrabban alkalmazott szakkifejezések talán leglogikusabb áttekintését – THELLUNG terminológiájának mintegy korszerűsített foglatát – SCHROEDER (1969, 1998) nyomán közöljük (2. táblázat). Ez lényegében a flóra alkotóelemeinek osztályozása az antropochória szempontjai (florisztikai „státusz”) szerint, amelyet kiegészítettünk az egyes szakkifejezések angol megfelelőivel, továbbá azok meglévő, illetve javasolt magyar fordításaival. A 3. táblázat a növények invázió-ökológiai szempontú felosztását ismerteti RICHARDSON és mtsai (2000) alapvető munkája szerint, az egyes szakkifejezések latin és német megfelelőivel, továbbá ez esetben is azok meglévő, illetve javasolt magyar fordításaival kiegészítve. Kisebb módosítást jelent, hogy az özönnövények átalakító hatásuk (transformer impact) alapján további két csoportra lettek felosztva (cf. BRUNDU et al. 2001).

Az idegen nyelvű szakszavak tartalmilag hű és alakilag is találó magyar megfelelőinek megtalálása gyakran nehéz feladat, ezért az ajánlásokban esetenként nemcsak egy magyar változat szerepel. Reményeink szerint a magyar nyelven alkotó botanikusok a legmegfelelőbbet fogják majd kiválasztani közülük. A tárgykörrel kapcsolatos szakkifejezések (további) magyarításához, leghelyesebb magyar megfelelőinek meglegeléséhez természetesen minden segítséget, észrevételt és javaslatot örömmel fogadunk, a magyar növénytani szaknyelv semperflorentia-ja – örökvirágzása – érdekében.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm PRISZTER SZANISZLÓ és BORHIDI ATTILA segítő észrevételeit, egyes irodalmak elküldését pedig BARTHA DÉNESnek, BOTTA-DUKÁT ZOLTÁNNAK, CSISZÁR ÁGNESnek, KIRÁLY ANGÉLÁNAK, SZABÓ T. ATTILÁNAK és SZIGETVÁRI CSABÁNAK. Végül, de nem utolsósorban BÖSZE PÉTERnek, a Magyar Orvosi Nyelv című lap alapító-főszerkesztőjének biztatását.

IRODALOM – REFERENCES

- ASCHERSON P. 1883: Einfluß des Menschen auf Vegetation. In: Synopsis der Pflanzenkunde (Ed.: LEUNIS J.), 3. Auflage, Hannover, pp. 791–795.
- ASCHERSON P. 1900: Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. *Helgoland N. F. IV. Abt. Helgol.* Heft 1, 92 pp.
- ASCHERSON P., GRAEBNER P. 1914: Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig/Berlin, V/1: 220–370.
- BALOGH L.: Javaslatok az adventív-terminológia s.l. egyes szakszavai magyar megfelelőinek használatára. A Magyar Biológiai Társaság XXIV. Vándorgyűlése, Fővárosi Állat- és Növénykert, Budapest, 2002. október 29–30. (poszter, mscr.), Savaria Múzeum, Szombathely
- BARTHOLOTT W., KIER G., MUTKE J. 1999: Globale Artenvielfalt und ihre ungleiche Verteilung. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 215: 7–22.
- BARTHOLOTT W., BIEDINGER N., BRAUN G., FEIG F., KIER G., MUTKE J. 1999: Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global biodiversity. *Acta Botanica Fennica* 162: 103–110.
- BERNATSKY J. 1904: Anordnung der Formationen nach ihrer Beeinflussung seitens der menschlichen Kultur und der Weidetiere. *Engler's Botanische Jahrbücher* 94(1): 1–8.

- BINGELLI P. 1994: The misuse of terminology and anthropometric concepts in the description of introduced species. *Bull. Brit. Ecol. Soc.* 25(1): 10–13.
- BLUME H. P., SUKOPP H. 1976: Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10: 75–91.
- BORBÁS V. 1893: A szerbtövis hazája és vándorlása. De origine atque itineribus *Xanthii spinosi* L. occultis. *Math. Term.tud. Közlem.* 25: 487–581.
- BORHIDI A. 1995: Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian Flora. *Acta Botanica Hungarica* 39: 97–181.
- BOROS Á. 1960: A behurcolt növények szerepe a növénytakaróban. *Term.tud. Közl.* 4(91): 51.
- BOTTA-DUKÁT Z., BALOGH L., SZIGETVÁRI CS., BAGI I., DANCZA I., UDVARDY L. 2002: A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, javaslat a jövőben használandó fogalmakra és azok definícióira. In: Az inváziós növényfajok magyarországi terjedése és visszaszorításuk természetvédelmi stratégiája I. (Szerk.: BOTTA-DUKÁT Z.), Kutatási jelentés, kézirat. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 18–38.
- BŐSZE P. 2002: Gondolatok az orvosi nyelv magyarításáról. *Magyar Orvosi Nyelv* 2(1): 2–5.
- BRANDES D. 1985: Die Ruderalvegetation im östlichen Niedersachsen: Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen. *Habilitationsschr. Naturwiss. Fak. TU Braunschweig*, VI, 292 S. Tab.Anh.
- BRANDES D., GRIESE D. 1991: Siedlungs- und Ruderalvegetation von Niedersachsen. Eine kritische Übersicht. Braunschweig, 173 S. (*Braunschweiger Geobotanische Arbeiten*, 1.)
- BRUNDU G., BROCK J., CAMARDA I., CHILD L., WADE M. 2001: Preface. In: Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management (Eds.: BRUNDU G., BROCK J., CAMARDA I., CHILD L., WADE M.). Backhuys Publishers, Leiden, pp. viii–ix.
- BUXBAUM I. C. 1721: Enumeratio plantarum accretior in agro Hallensi locis. Halle/Magdeburg
- CANDOLLE A. DE 1855: Géographie botanique raisonnée. I, II. Victor Masson, Paris et J. Kessmann, Genève
- CARLTON J. T. 1996: Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology* 77: 1653–1655.
- CRAWLEY M. J. 1987: What makes a community invisable? In: Colonization, Succession and Stability (Eds.: GRAY A. J., CRAWLEY M. J., EDWARDS P. J.). Blackwell Scientific, London, pp. 429–453. Részleges magyar fordítása: MATUS G. 1992, KLTE, Debrecen (mscr.)
- DAVIS M. A., GRIME J. P., THOMPSON K. 2000: Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.
- DAVIS M. A., THOMPSON K. 2001: Invasion terminology: Should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 82: 206.
- DAEHLE C. C. 2001: Two ways to be an invader, but one is more suitable for ecology. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 82: 101–102.
- DAEHLE C. C., THOMPSON K. 2000: Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 81: 226–230.
- DEBRAY M., SANAY L. 1939: Classification de Thellung. *Bull. mens. Soc. Linn. Seine Maritime* 18: 33–36.
- DIERSCHE H. 1984: Natürlichkeitsgrade von Pflanzengesellschaften unter besonderer Berücksichtigung der Vegetation. *Phytocoenologia* 12: 173–184.
- DRAKE J. A., MOONEY H. A., DI CASTRI F., GROVES R. H., KRUGER F. J., REJMANEK M., WILLIAMSON M. (eds.) 1989: Biological Invasions. A Global Perspective. SCOPE 37. John Wiley & Sons, Chichester, 525 pp.
- DUNN S. T. 1905: Alien flora of Britain. London
- ELTON C. S. 1958: The ecology of invasions by animals and plants. Redwood Press, Trowbridge
- FACSAR G., UDVARDY L. 2000: Szempontrendszer a részben vagy teljesen kultúr-eredetű hazai flóra adatbázisának kialakításához. *Lippay János és Vas Károly Tudományos Ülésszak, Botanikai Szekció, Szent István Egyetem, Budapest, 2000. nov. 6–7. Előadások és poszterek összefoglalói*, pp. 24–25.
- FALIŃSKI J. B. 1966: Anthropogeniczna roślinność Puszczy Białowieskiej jako wynik synantropizacji naturalnego kompleksu leśnego. *Dissert. Univ. Varsov.*, Warszawa 13: 1–256.
- FALIŃSKI J. B. (Ed.) 1968: Synantropizacja szaty roślinnej. I. Neofityzm i apofityzm w szacie roślinnej Polski. *Materiały Zakładu Fytosocjol. Stosow. Univ. Warszawy*, Warszawa et Białowieża 25: 1–229.
- FALIŃSKI J. B. 1969: Neofity i neofityzm. Diskusje fytosociologiczne (5). *Ekol. Polska, Ser. B*, Warszawa 15: 337–355.
- FELFÖLDY L. 1942: Szociológiai vizsgálatok a pannoniai flóraterrület gyomvegetációján. *Acta Geobotanica Hungarica, Kolozsvár* 5(1): 87–140.
- FILARSZKY N. 1911: Anthropoloch növények. In: Növénymorphologia. Franklin-Társulat, Budapest, pp. 911–913.

- FINÁLY H. 1884: A latin nyelv szótára. A kútfőkből a legjobb és legújabb szótáriródlomra támaszkodva. Franklin Társulat, Budapest, 2134 pp.
- GRÉTSY Zs. 2002: A Magyar Orvosi Nyelv című lapunk szemléletéről, hitvallásáról. *Magyar Orvosi Nyelv* 2(2): 2–3.
- HEJNÝ S. 1971: Metodologický příspěvek k výzkumu synantropní květeny a vegetace velkoměsta (na příkladu Prahy). *Zborn. Pred. Zjazdu Slov. Bot. Spoloč. Tisovec, Bratislava* 2: 545–567.
- HEKLAU H., DÖRFELT H. 1987: Zum Ursprung und Gebrauch des Ruderalbegriffes in der Botanik. *Wiss. Z. Univers. Halle* 36 (4): 49–58.
- HEMPEL W. 1988: Introdution und Klassifizierung von anthropochore Arten, resultierend aus Untersuchungen im sächsischen Raum. *Symp. Synanthropic Flora and Vegetation* V, pp. 79–86.
- HOLUB J. 1971: Notes on the terminology and classification of synanthropic plants; with examples from the Czechoslovak flora. *Saussurea* 2: 5–18.
- HOLUB J., JIRÁSEK V. 1967: Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomia, Praha* 2: 69–113.
- HOLUB J., JIRÁSEK V. 1968: Beitrag zur arealökonomischen Terminologie. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomia, Praha* 3: 275–339.
- HÖCK F. 1900: Ankömmlinge in der Pflanzenwelt Mitteleuropas während des letzten halben Jahrhunderts. *Bot. Centralblatt*, Band IX, Heft 4, 5, 6.
- HYLANDER N. 1960: Floristic treatment of cultivated, escaped and adventive plants. *Feddes Rep.* 63(2): 218–222.
- IUCN 1999: IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. <<http://www.iucn.org/themes/ssc/memonly/invguide.htm>>
- JALAS J. 1955: Hemerobe and hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, Helsinki* 72/11: 1–15.
- JOVET P. 1984: Trois classifications des plantes synanthropes. *C. R. Soc. Biogéographie* 60(3): 107–119.
- KAMYSHEV N. S. 1959: K klassifikacii antropochorov. [*Russ. J. Bot. Zhurn.* 44: 1613–1616.
- KÁRPÁTI I. 1951: Kultúrhatás a táj vegetációjára (Szeged, Fehértó). *Szegedi Tud.egy. Biol. Int. Évk.* 1950, 1: 65–72.
- KORNAŚ J. 1966: Influence of man and his economic activities on the vegetation of Poland – the synanthropic flora. In: The vegetation of Poland (Ed.: SZAFAK W.). Pergamon Press-PWN, Oxford, Warszawa, pp. 97–137.
- KORNAŚ J. 1968: Geograficzno-historyczna klasyfikacja roślin synantropijnych. In: Synantropizacja szaty roślinnej. I. Neofityzm i apofityzm w szacie roślinnej Polski (Ed.: FALIŃSKI, J. B.). *Materialy Zakładu Fytosocjol. Stosow. Uniw. Warszaw., Warszawa et Białowieża* 25: 15–29.
- KORNAŚ J. 1982: Man's impact upon the flora: processes and effects. *Memorabilia Zoologica* 37: 11–30.
- KORNAŚ J. 1983: Man's impact upon the flora and vegetation in Central Europe. In: Man's impact on vegetation (Eds.: HOLZNER W., WERGER M. J. A., IKUSIMA I.). W. Junk Publ., The Hague, pp. 277–286.
- KORNAŚ J. 1990: Plant invasions in Central Europe: historical and ecological aspects. In: Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin (Eds.: DI CASTRI F., HANSEN A. J., DEBUSSCHE M.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 19–36.
- KORNAŚ J., MEDWECZKA-KORNAŚ A. 1967: The status of introduced plants in the natural vegetation of Poland. *IUCN Public. New Ser.* 9: 38–45.
- KOVALEV O. V. 1995: Ogranyicenie zakona nyeobratyimosztyi evoljuciji (zakona Dollo) na primere proizshozhdeniya tribi *Ambrosieae* (Asteraceae). (Restrictions of Dollo law of irreversibility of the evolution with reference to the origin of the tribe *Ambrosieae* (Asteraceae). *Botanyicseskij Zhurnal* 80: 56–69.
- KOWARIK I. 1988: Zum Einfluß des Menschen auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* 56: 1–280.
- KOWARIK I. 1999: Natürlichkeit, Naturnähe und Hemerobie als Bewertungskriterien. In: Handbuch der Naturschutz und Landschaftspflege (Eds.: KONOLD W., BÖCKER R., HAMPICKE U.). ecomed, Landsberg, pp. 1–18.
- KRAUSE W. 1929: Bemerkungen über anthropogene Pflanzenverbreitung in Mitteleuropa. *Jb. Schles. Ges. Vaterl. Cultur* 102: 51–56.
- KRAUSE W. 1956: Über die Herkunft der Unkräuter. *Natur und Volk* 86(4): 109–119.

- KREH W. 1957: Zur Begriffsbildung und Namensgebung der Adventivfloristik. *Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen N. F.* 6/7: 90–95.
- LAMBELET-HAUETER C. 1990: Mauvaises herbes et flore anthropogène. I. Definitions, concepts et caractéristiques écologiques. *Saussurea* 21: 47–73.
- LAMBELET-HAUETER C. 1991: Mauvaises herbes et flore anthropogène. II. Classifications et catégories. *Saussurea* 22: 49–81.
- LEPPAKOSKI E., OLENIN S. 1999: Xenodiversity of the European brackish water seas: the North American contribution. In: *First National Conference on Marine Bioinvasions*. MIT, Cambridge, Massachusetts, January 24–27, 1999 (Abstract)
- LINKOLA K. 1916: Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil. *Act. Soc. Fauna Flora Fenn., Helsingforsiae* 45/1: 1–429.
- LINNAEUS C. 1751: *Philosophia botanica in qua explicantur fundamenta botanica*. Stockholm et Amsterdam
- LOHMEYER W., SUKOPP H. 1992: Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 25: 1–185.
- LONG G. 1974: Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. Paris
- MEUSEL H., JÄGER E., WEINERT E. 1965: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text. Fischer, Jena, 583 pp.
- MICHELBERGER P. 2001: Nemzeti nyelv a tudományban: múlt – jelen – jövő? *Magyar Orvosi Nyelv* 1(1): 30–33.
- MIREK Z. 1981: Problemy klasyfikacji roślin synantropijnych. *Wiadom. Bot.* 25: 45–54.
- MIREK Z. 1991: Classification of synanthropic plants in relation to vegetation changes during the Holocene. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich* 106: 122–132.
- NÉMETH F. 1995: A Németh-féle értékelési rendszer. In: *Flóra adatbázis 1.2: Taxonlista és attribútum állomány* (Szerk.: HORVÁTH F., DOBOLYI Z. K., MORSCHHAUSER T., LÖKÖS L., KARAS L., SZERDAHELYI T.). MTA ÖBKI, Vácraót, pp. 43–50.
- OLACZEK R. 1982: Synanthropization of phytocoenoses. *Memorabilia Zool.* 37: 93–112.
- PRACH K., WADE M. 1992: Population characteristics of expansive perennial herbs. *Preslia, Praha* 64: 45–51.
- PREUSS H. 1930: Apophyten und Archeophyten in der nordwestdeutschen Flora. *Beib. Fedde Rep., Berlin-Dahlem* 61: 106–121.
- PRISZTER SZ. 1957: Magyarország adventív növényeinek ökológiai-areálgeográfiai viszonyai. Kandidátusi értekezés. MTA, Budapest, 209 + XXXIII pp. (mscr.) = idem: Kandidátusi értekezés tételei. Tud. Minős. Biz., Budapest, 4 pp.
- PRISZTER SZ. 1960: Adventív gyomnövényeink terjedése. (Die Verbreitung der Adventiv-Unkräuter Ungarns.) *A Keszthelyi Mezőgazdasági Akadémia Kiadványai* 7: 1–37.
- PRISZTER SZ. 1969: Behurcolt növények. In: *A növények világa. II.* (Szerk.: KARPATI Z.). Gondolat, Budapest, pp. 595–601.
- PRISZTER SZ. 1997: A magyar adventívflóra kutatása. (Research of the Hungarian adventive flora). *Botanikai Közlemények* 84: 25–32.
- PYŠEK P. 1995: On the terminology used in plant invasion studies. In: *Plant Invasions. General aspects and special problems* (Eds.: PYŠEK P., PRACH K., REJMÁNEK M., WADE M.). SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 71–81.
- PYŠEK P., SÁDLO J., MANDÁK B. 2002: Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia, Praha* 74: 97–186.
- QUEZEL P., BARBERO M., BONIN G., LOISEL R. 1990: Recent plant invasions in the Circum-Mediterranean region. In: *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (Eds.: DI CASTRI F., HANSEN A. J., DEBUSSCHE M.). Kluwer Academic Publ., Dordrecht, pp. 51–60.
- RANDALL J. M. 1997: Defining weeds in natural areas. In: *Assessment and Management of Plant Invasions* (Eds.: LUKEN J. O., THIERET J. W.). Springer-Verlag, New York
- RAPAICS R. 1919: Amerikai antropochórokról. *Magyar Botanikai Lapok* 18: 62.
- REJMÁNEK M. 1995: What makes a species invasive? In: *Plant invasions: general aspects and special problems* (Eds.: PYŠEK P., PRACH K., REJMÁNEK M., WADE M.). SPB Academic Publ., Amsterdam, pp. 3–13.
- REJMÁNEK M., RICHARDSON D. M., BARBOUR M. G., CRAWLEY M. J., HRUSA G. F., MOYLE P. B., RANDALL J. M., SIMBERLOFF D., WILLIAMSON M. 2002: Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 83: 131–133.
- RICHARDSON D. M., PYŠEK P., REJMÁNEK M., BARBOUR M. G., PENETTA F. D., WEST C. J. 2000: Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.
- RIKLI M. 1903: Die Anthropochoren und der Formenkreis der *Nasturtium palustre* DC. *Berichte d. Zürcherischen Bot. Ges.* 8: 71–82. In: *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 13.

- RODICZKY J. 1871: Egy bolyongó. [*Xanthium spinosum*] *Természeti*, pp. 331–333.
- SCHUEERMANN R. 1948: Zur Einteilung der Adventiv- und Ruderalflora. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 58: 268–276.
- SCHOLZ H. 1991: Einheimische Unkräuter ohne Naturstandorte. („Heimatlose“ oder obligatorische Unkräuter). *Fl. Veg. Mundi* 9: 105–112.
- SCHOLZ H. 1995: Das Archäophytenproblem in neuer Sicht. *Schriftenreihe für Vegetationskunde, Sukopp-Festschrift, Bonn-Bad Godesberg* 27: 431–439.
- SCHROEDER F.-G. 1969: Zur Klassifizierung der Anthropochoren. *Vegetatio* 16: 225–238.
- SCHROEDER F.-G. 1974: Statusangaben bei der floristischen Kartierung Mitteleuropas. *Göttinger Florist. Rundbr.* 8: 71–79.
- SCHROEDER F.-G. 1998: Einfluß des Menschen auf Flora und Vegetation. In: *Lehrbuch der Pflanzengeographie*. Quelle et Meyer Verlag, Wiesbaden, (459 pp.) pp. 67–83.
- SIMMONS H. 1910: Om hemerofila växter. *Bot. Notiser, Lund* 1910: 137–155.
- SIMON T. 1988: Nature conservation ranks of the Hungarian vascular flora. *Abstracta Botanica* 12: 1–23.
- SOÓ R. 1964: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. I. (Synopsis systematico-geobotanica florum vegetationsque Hungariae. I.) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 55–56.
- SUDNIK-WÓCİKOWSKA B., KOŻNIEWSKA B. 1988: Słownik z zakresu synantropizacji szaty roślinnej. WUW, Warszawa
- SUKOPP H. 1962: Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 75(6): 193–205.
- SUKOPP H. 1969: Der Einfluß des Menschen auf die Vegetation. *Vegetatio* 17: 360–371.
- SUKOPP H. 1972: Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen. *Berichte über Landwirtschaft* 50(1): 112–139.
- SUKOPP H. 1995: Neophytie und Neophytismus. In: *Gebietsfremde Pflanzenarten* (Ed.: BÖCKER R., GEBHARDT H., KONOLD W., SCHMIDT-FISCHER S.), ecomed, Landsberg, pp. 3–32.
- SUKOPP H. 1998: On the study of anthropogenic plant migrations in Central Europe. In: *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses* (Eds.: STARFINGER U., EDWARDS K., KOWARIK I., WILLIAMSON M.), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 43–56.
- TERPÓ A. 1983: Az emberi befolyás alatt álló flóra helyzete és osztályozása Magyarországon. *Kertgazdaság* 15(4): 1–9.
- TERPÓ A. 1994: Methods of studying of synanthropization of flora and vegetation. In: *Anthropization and environment of rural settlements. Flora and vegetation. Proceedings of 1st international conference, Sátoraljaújhely, Hungary, 22–26 August 1994* (Eds.: MOCHNACKÝ S., TERPÓ A.). Press Olimpia, Košice, pp. 177–183.
- TERPÓ A. 1996: Terminology of synanthropization and its application in investigation of flora and vegetation in Hungary. In: *Anthropization and environment of rural settlements. Flora and vegetation. Proceedings of 2nd international conference, Tarcál-Tokaj, Hungary, 24–28 July 1996* (Eds.: TERPÓ A., MOCHNACKÝ S.), GATE, Gödöllő, pp. 6–11.
- THELLUNG A. 1905: Einteilung der Ruderal- und Adventivflora in genetische Gruppen. In: NAEGELI O., THELLUNG A.: *Die Flora des Kantons Zürich. I. Teil: Die Ruderal- und Adventivflora des Kantons Zürich. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich* 50: 232–236.
- THELLUNG A. 1912: La flore adventice de Montpellier. *Mém. Soc. Nation. Sci. Nat. Math., Cherbourg* 38: 57–728. (Sep.: *Mitt. aus der Bot. Mus. d. Univ. Zürich* 58)
- THELLUNG A. 1915: Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. *Engler's Bot. Jahrb. Syst., Leipzig* 53(3–5): Beiblatt 116: 37–66.
- THELLUNG A. 1917: Stratiobotanik. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich* 62: 327–335.
- THELLUNG A. 1918/19. Zur terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. *Allg. Bot. Z., Karlsruhe* 24/25: 36–42. (Ausgegeben am 1. August 1922)
- TOKARSKA-GUZIK B. 2001: The history of studies of invasive alien plants in Poland. In: *Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management* (Eds.: BRUNDU, G., BROCK, J., CAMARDA, I., CHILD, L., WADE, M.), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 245–254.
- TREPL L. 1990: Research on the anthropogenic migration of plants and naturalisation. Its history and current state of development. In: *Urban ecology* (Eds.: SUKOPP H., HEJNÝ S., KOWARIK I.). Academic Publ., The Hague, pp. 75–97.
- TRINAJSTIĆ J. 1975: Die chronologische Klassifikation der Anthropochoren mit dem Rückblick auf Helenopaleophyten des adriatischen Küstenlandes Jugoslawiens. *Biosystematika* 1(1): 79–85.
- TRZCIŃSKA-TACIK H. 1979: Flora synantropijna Krakowa. *Rozpr. habil. Univ. Jagellonian, Kraków* 22: 1–278.

- UBRIZSY G. 1949: Magyarország ruderalis gyomnövény-szövetkezetei, tekintettel a mezőgazdasági vonatkozásokra. *Mezőgazd. Tud. Közlem.* 1: 87–123.
- UDVARDY L. 1997: Fásszárú adventív növények Budapesten és környékén. Kandidátusi értekezés, Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem, Budapest, 126 pp. (mscr.) = idem: Kandidátusi értekezés tézisei. *Ibidem*, 12 pp.
- UDVARDY L. 1998: Classification of adventives dangerous to the Hungarian natural flora. *Acta Botanica Hungarica* 41: 315–331.
- UDVARDY L. 2000: Az adventívek terminológiájának kérdései. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* 11/1: 165.
- VÁCZY K. 1980: Lexicon botanicum polyglottum. Editura Științifică și Enciclopedică, București, 1017 pp.
- VÍZI E. SZ. 2002: A magyar nyelv szerepe a tudományban és az ismeretterjesztésben. *Magyar Tudomány* 2: 174–176.
- WATSON H. C. 1847: *Cybele Britannica*. Vol. I. London
- WATSON H. C. 1859: *Cybele Britannica*. Vol. 4. London
- WEBB D. A. 1985: What are the criteria for presuming native status? *Watsonia* 15: 231–236.
- WEBER E. F. 1997: Alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *J. Veg. Sci.* 8: 565–572.
- WIDDER F. 1947: Adventivfloristische Mitteilungen. 3. *Carinthia II, Klagenfurt* 13: 94–102.
- WITTIG R., DIESING D., GÖDDE M. 1985: Urbanophob – Urbanoneutral – Urbanophil. Das Verhalten der Arten gegenüber dem Lebensraum Stadt. *Flora* 177: 265–282.
- WÓJCIK J. 1991: Variability of *Prunus fruticosa* Pall. and the problem of an anthropohybridization. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich* 106: 266–272.
- ZAJĄC A. 1979: The origin of the archaeophytes occurring in Poland. *Rozpr. habil. Univ. Jagellonian, Kraków* 29: 1–123.
- ZAJĄC A. 1983: Studies on the origin of archaeophytes in Poland. Part I. Methodical considerations. *Zesz. Nauk. Uniw. Jagielloń., Prace Bot.* 11: 87–107.
- ZAJĄC A. 1988: Studies on the origin of archaeophytes in Poland. Part IV. Taxa of pontic-pannonian, mediterraneo-south Asiatic, south-Asiatic and middle European origin. Archaeophyta anthropogena. Archaeophyta resistantia. Archaeophyta of unknown origin. *Zesz. Nauk. Uniw. Jagielloń., Prace Bot.* 17: 23–51.

A QUADRILINGUAL AUXILIARY-DICTIONARY OF ADVENTIVE-TERMINOLOGY S. L.,
AND PROPOSALS FOR THE USE OF CERTAIN TERMS IN HUNGARIAN

L. Balogh

Savaria Museum, Department of Natural History
Szombathely, Kisfaludy S. u. 9., H-9700, Hungary, nathist.savmuz@axelero.hu

Accepted: 29 October 2003

Keywords: adventive, synanthropic, ruderal, invasion-ecological terminology; Greek/Latin, English, German, Hungarian specialized dictionary

The present work is the quadrilingual dictionary of the adventive and the closely linked synanthropic, ruderal as well as the more recent invasion-ecology terms in Greek/Latin, English, German and Hungarian language (about 300 items). Its target is not the evaluation and definition of the individual terms, which occurred in the special literature of the last one and a half century, but to parallel the Greek/Latin, English, German and Hungarian transcriptions (their Anglicized, Germanized and Hungarianized forms) with their corresponding English, German and Hungarian equivalents. An additional goal – in the terms of development of the Hungarian botanical specialized terminology – is the further enlargement: proposal for Hungarian equivalent of certain terms mentioned up to this time in a foreign language only.

VIERSPRACHIGES HILFSWÖRTERBUCH DER ADVENTIV-TERMINOLOGIE S. L.,
UND VORSCHLÄGE FÜR DER UNGARISCHEN GEBRAUCH EINZELNER FACHWÖRTER

L. Balogh

Savaria Museum, Naturwissenschaftliche Abteilung
Szombathely, Kisfaludy S. u. 9., H-9700, Ungarn, nathist.savmuz@axelero.hu

Angenommen: 29 Oktober 2003

Schlüsselwörter: adventiv, synantrop, ruderal, invasionsökologische Terminologie; griechisches/lateinisches, englisches, deutsches, ungarisches Fachwörterbuch

Die vorliegende Arbeit ist ein viersprachiges Fachwörterbuch (mit etwa 300 Einträgen) der adventiven und der damit eng verbundenen synantropen, ruderalen sowie der neulich entstandenen invasionsökologischen Terminologie in griechisch/lateinischer, englischer, deutscher und ungarischer Sprache. Das Ziel des Wörterbuches besteht nicht darin, die einzelnen Termini zu evaluieren oder zu definieren, sondern ausschließlich darin, die englischen, deutschen und ungarischen Transkriptionen (englisierten, verdeutschten und ungarisierten Formen) der in der Fachliteratur der letzten anderthalb Jahrhundert vorkommenden griechisch/lateinischen Fachausdrücke bzw. derer englische, deutsche und ungarische Entsprechungen anzugeben und vergleichend nebeneinander zu stellen. Ein weiteres Ziel dieser Arbeit ist die der Pflege der ungarischen Sprache dienende Erweiterung des ungarischen botanischen Fachwortschatzes, indem es für die bis jetzt nur mit Fremdwörtern bezeichneten Begriffe ungarische Entsprechungen vorgeschlagen wurden.

Az adventív-terminológia s. l. négy nyelvű segédszótára, egyben javaslat egyes szakszavak magyar megfelelőinek használatára
A quadrilingual auxiliary-dictionary of adventive-terminology s. l., and proposals for the use of certain terms in Hungarian
Viersprachiges Hilfswörterbuch der Adventiv-Terminologie s. l., und Vorschläge für den ungarischen Gebrauch einzelner Fachwörter

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
aboriginalis	aboriginal	einheimisch	őshonos	2
acclimatisatio	acclimatisation	Akklimatisierung, Einbürgerung	akklimatizálódás, meghonosodás	3, 4
acclimatisatus	acclimatised	akklimatisiert, eingebürgert	akklimatizálódott, meghonosodott	3, 4
species acclimatisatae	acclimatised species	akklimatisierte Spezies, eingebürgerte Spezies	akklimatizálódott fajok, meghonosodott fajok	3, 4
acolutophyta	acolutophytes	Akolutophyten, Eindringlinge	akolutofitonok, benyomult növények, emberhatás nyomán maguktól bevándorolt növények	2
adventivus, advenus	adventive	adventiv, eingeschleppt, fremd, später hinzukommend	adventív, jövevény, bevándorolt, behurcolt	–
area adventiva	adventive range	adventiv Verbreitung	adventív elterjedés	–
species adventivae, species advenae	adventive species, adventives	Adventivspezies, Adventiven, Ankömmlinge, Fremdlinge	adventív fajok, jövevényfajok, adventívek, jövevények	2, 5
agrarius, agrestis	agrarian, agrestial	ackerbewohnend, feldbewohnend	szántóföldi, mezei, mezőgazdasági	–
plantae agrestes, plantae agrariae	agrestial plants, segetal plants	Ackerpflanzen, Segetalpflanzen	szegetális növények, szántóföldi növények	1, 2
herbae inutiles agriculturæ ^a	agricultural weeds	landwirtschaftliche Unkräuter	mezőgazdasági gyomok	7
agriophyta	agriophytes	Agriophyten, neuheimische Pflanzen, Neubürger	agriofitonok, <i>újhonos növények</i> ^{BL} , <i>újhonosak</i> ^{BL} , <i>elvadult növények</i> ^{UL}	2
agrochimophyta	agrochimophytes	Agrochimophyten	agrokimofitonok, szaporodóképletükkel a talajban áttelelő szántóföldi növények	1, 2
agroneophyta	agroneophytes	Agroneophyten	agroneofitonok, szántóföldi újjövevény-növények	2
agrophyta	agrophytes, field plants	Agrophyten, Ackerpflanzen, Segetalpflanzen	agrofitonok, szegetális növények, szántóföldi növények	1, 2
habitates / typus vegetationis / plantae ahemerobae	ahemerobous habitats / vegetation types / plants	ahemerobe Standorte / Vegetationstypen / Pflanzen	ahemerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól nem érintett élőhelyek / növényzeti típusok / növények</i> ^{BL}	–
plantae ahemerophilae	ahemerophilous plants	ahemerophile Pflanzen	ahemerofil növények, <i>ember által nem befolyásolt élőhelyeket kedvelő növények</i> ^{BL}	1
plantae ahemerophobae	ahemerophobous plants	ahemerophobe Pflanzen	ahemerofób növények, <i>ember által nem befolyásolt élőhelyeket kerülő növények</i> ^{BL}	1, 2
ahemerophyta	ahemerophytes	Ahemerophyten	ahemerofitonok	1
species alienae	alien species	fremde Arten	idegen fajok	2
allochtonisatio	allochtonisation	Allochtonisierung	allochtonizáció	–
allochtonus	allochtonous, not aboriginal	allochton, nicht einheimisch, nicht bodenbeständig, fremdbürtig(-einheimisch)	allochton, idegen(honos), nem bennszülött	2
allodiversitas	allodiversity	Allodiversität	allodiverzitás, idegen növények sokfélesége	–
allophyta, plantae alienae	allophytes	Allophyten, fremde Pflanzen	allofitonok, idegen(honos) növények, nem bennszülött növények	2
anaecophyta	anaecophytes	Anökophyten	anaökofitonok	2
anthropochora	anthropochores, dispersants by humans	Anthropochoren, Menschenverbreitende	antropochórok, emberrel terjedők	2
anthropochorus	anthropochorous	anthropochor	antropochór, emberrel terjedő	–
anthropochoria	anthropochory	Anthropochorie	antropochória, emberrel terjedés	–
habitates / vegetationis anthropogenae	anthropogenous habitats / vegetation	anthropogenische Habitate / Vegetation	antropogén élőhelyek / növényzet, emberalkotta élőhelyek / növényzet	–
anthropohybrida	anthropohybrid	Anthropohybride	antropohibrid	1, 2
anthropophilus	anthropophilous	anthropophil, menschenliebend	antropofil, ember(i környezetet) kedvelő	–
anthropophyta	anthropophytes	Anthropophyten	antropofitonok, <i>emberkövető növények</i> ^{BL}	1, 2
anthropopressura	anthropopressure	Anthropopressure	antropopressúra, <i>tartós emberhatás</i> ^{BL}	–
apohemerophyta	apohemerophytes	Apoheerophyten	apohemerofitonok	1
apophyta	apophytes	Apophyten	apofitonok, kultúrakövető őshonos növények	1
apophytisatio	apophytisation	Apophytisierung	apofitizáció, őshonos növény kultúrakövetővé válási folyamata	1
apophytismus	apophytism	Apophytismus	apofitizmus	1
herbae inutiles aquaticæ ^a	aquatic weeds	Wasserunkräuter	vízi gyomok	–

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
herbae inutiles agrorum ^a	arable weeds	Ackerunkräuter	szántóföldi gyomok	–
apophyta arborales	arboreal apophytes	arborale Apophyten ^a	arborális apofitonok, (fa)ültetvény-apofitonok	1
archaeoagriophyta	archaeoagriophytes	Archäoagriophyten	archeagriofitonok	2
archaeoapophyta	archaeoapophytes	Archäoapophyten	archeapofitonok	1
archaeodiversitas	archaeodiversity	Archäodiversität	archeodiverzitás, <i>őjövények sokfélesége</i> ^{BL}	–
archaeo-epoikophyta	archaeo-epoecophytes	Archäo-epökophyten	archeo-epökofitonok	2
archaeo-ergasiolipophyta	archaeo-ergasiolipophytes	Archäo-ergasiolipophyten	archeo-ergaziolipofitonok	2, 5
archaeoergasiophygophyta	archaeoergasiophygophytes	Archäoergasiophygophyten	archeoergaziofigofitonok	2, 5
archaeoergasiophyta, ~ primaria / secundaria	archaeoergasiophytes, primary / secondary ~, old cultivated plants	Archäoergasiophyten, primäre / sekundäre ~, ehemals kultivierte Pflanzen	archeoergaziofitonok, elsődleges / másodlagos ~, <i>régen termesztett növények</i> ^{BL}	2
archaeohemerophyta	archaeohemerophytes	Archäohemerophyten	archeohemerofitonok	2
archaeophyta, allophyta archaia	archaeophytes	Archäophyten, Altadventiven, Altbürger, Alteinwanderer	archeofitonok, <i>őjövény-növények</i> ^{BL}	2
archaeosynanthropophyta, archaeosynanthropices	archaeosynanthropophytes, archeosynanthropes	Archäosynanthropophyten, Archäosynanthrope	archeoszinantropofitonok, archeoszínantropók	1, 2
archaeo-xenophyta	archaeo-xenophytes	Archäo-xenophyten	archeo-xenofitonok	2
habitates artificiales	artificial habitats	artifizielle Habitate, künstliche Habitate	mesterséges élőhelyek	–
artificialisatio	artificialisation	Artifizialisierung	artificializáció, élőhely művivé alakulása	–
autapophyta, apophyta faculta	autapophytes, facultative apophytes	Autapophyten, fakultative Apophyten	autapofitonok, fakultatív apofitonok	1
autochthonus	autochthonous	autochthon, urwüchsig, ureingesessen	autochton, őshonos	1
autodiversitas	autodiversity	Autodiversität	autodiverzitás, őshonos növények sokfélesége	–
autoimmigrantes	autoimmigrants, self-immigrants	Autoimmigranten, selbständig Eingewanderten	autoimmigránsok, maguktól bevándoroltak	2
autophyta, plantae indigenae	autophytes	Autophyten, einheimische Pflanzen	autofitonok, őshonos növények	1
invadores placidi ^a	benign invaders, weak invaders	milde Invadoren, ^a schwache Invadoren ^a	<i>szelíd invádorok</i> ^{BL} , <i>gyenge invádorok</i> ^{BL}	2, 4
species (alienae) occasae ^a	casual (alien) species	okkasionelle (fremde) Arten, gelegentlich auftretende Arten	alkalmi (felbukkanású) (idegen) fajok, <i>alkalmi fajok</i> ^{BL} , <i>vendégfajok</i> ^{SC3}	5
perfugae occasae ^a	casual escapee	okkasionelle Flüchtlinge	alkalmi szökevények	5
chersophyta	chersophytes, ruderal plants, dry waste plants	Chersophyten, Ruderalpflanzen, Schuttpflanzen	kerszofitonok, romnövények	1, 2
chledocolus	chledocolous, rubbish-inhabitant	chledocolus, schuttbewohnend	kledokol, romtalaj-lakó, szemetes helyeken lakó	–
chledophilus	chledophilous, rubbish loving	chledophil, schuttliebend	kledofil, romtalaj-kedvelő, szemetes helyeket kedvelő	–
chledophyta, plantae ruderales	chledophytes, ruderal plants	Chledophyten, Ruderalpflanzen, Schuttpflanzen	kledofitonok, ruderalis növények, romtalaji növények	1, 2
chomapophyta	chomapophytes, ruderal plants	Chomapophyten, Ruderalpflanzen, Schuttpflanzen	komapofitonok, ruderalis apofitonok, romtalaji növények, romnövények	1
colonistae	colonists	Kolonisten, Ansiedler	kolonizálók, meghódítók, megtelepedők	2
colonisatio	colonization	Kolonisation	kolonizáció, meghódítás, megtelepedés	2
colonophyta	colonophytes	Kolonophyten	kolonofitonok	2
advenae	comers	Ankömmlinge	jövények	2
species cryptogenicae	cryptogenic species, species with non-demonstrable native or introduced origin	kryptogenische Arten, Arten mit nicht beweisbar einheimisch oder eingeführt Herkunft	<i>kriptogénikus fajok</i> ^{SC3} , <i>bizonytalan honosságú fajok</i> ^{BL} , <i>rejtetthonos fajok</i> ^{BL}	1, 2
agrophyta, plantae cultae, plantae sativae	cultivated plants, culture-plants	gebautene / kultivierte Pflanzen, Kulturpflanzen	kultivált növények, kultúrnövények, termesztett növények	1, 2
cultus, sativus	cultivated, planted	kultiviert, angebaut, gepflanzt	kultivált, megművelt, termesztett	1, 2
plantae decorativae	decorative plants	Zierpflanzen	dísznövények	1, 2
species degradophilae ^a	degradophilous species	degradophile Arten	degradációt kedvelő fajok	1
deuteroapophyta, apophyta obligata	deuteroapophytes, obligatory apophytes	Deuteroapophyten, obligate Apophyten	deuteroapofitonok, obligát apofitonok	1
deuterohyloapophyta	deuterohyloapophytes	Deuterohyloapophyten	deuterohyloapofitonok	1
deuterophyta	deuterophytes	Deuterophyten	deuterofitonok	1
diaphyta	diaphytes	Diaphyten	diafitonok, <i>nem tartósan megtelepedett növények</i> ^{UL}	2, 5

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
neophyta proima ^a	early neophytes	Frühneophyten	korai neofitonok	2
herbae inutiles oecologicae ^a	ecological weeds	ökologische / naturschützliche Unkräuter ^a	természetvédelmi gyomok ^{BDZ}	7
herbae inutiles oecologicae ^a	environmental weeds	umweltschützliche / naturschützliche Unkräuter ^a	természetvédelmi gyomok ^{BDZ}	7
ephemero-ergasiophygophyta	ephemero-ergasiophygophytes	Ephemero-ergasiophygophyten	efemero-ergaziofigofitonok	2, 5
ephemerophyta, plantae ephemerac	ephemerophytes, ephemeral plants, passants	Ephemerophyten, vorübergehende Pflanzen, ^a unbeständige Pflanzen, (unbeständige) Gäste, Passanten	efemerofitonok, átmeneti megjelenésű növények, nem állandósult növények, <i>alkalmi növények</i> , ^{BL} <i>vendégnövények</i> ^{ScCs}	2, 5
ephemero-xenophyta	ephemero-xenophytes	Ephemero-xenophyten	efemero-xenofitonok	2
ephemerac	ephemers	Ephemerer	efemerek	2, 5
epoikophyta	epoikophytes, ep(o)ecophytes	Epoikophyten, Epökophyten, Kulturabhängigen	epökofitonok, <i>kultúrfüggő növények</i> , ^{BL} csak művi környezetben növő növények	2
ergasioapophyta	ergasioapophytes	Ergasioapophyten	ergazioapofitonok, szegetalis apofitonok, szántóföldi apofitonok	1
ergasio-epoikophyta	ergasio-epoecophytes	Ergasio-epökophyten	ergazio-epökofitonok	2
ergasiolipophyta	ergasiolipophytes	Ergasiolipophyten, Kulturrelikte	ergasiolipofitonok, kultúrreliktumok, <i>kultúrmaradvány(növény)ek</i> ^{BL}	2, 5
ergasiophilophyta	ergasiophilophytes	Ergasiophilophyten	ergaziofilofitonok	2
ergasiophygophyta	ergasiophygophytes, feral plants	Ergasiophygophyten, Kulturflüchtlinge, verwilderte Pflanzen	ergaziofigofitonok, kultúrszökevény-növények, elvadult növények	2, 5
ergasiophyta	ergasiophytes, (only) cultivated plants	Ergasiophyten, (nur) kultivierte Pflanzen, Kulturpflanzen	ergaziofitonok, kultúrnövények, (csak) termesztett növények	1, 2
ergasiosyntrophophyta	ergasiosyntrophophytes	Ergasiosyntrophophyten, Kulturlands-Unkräuter	ergazioszintropofitonok, kultúrterületek gyomjai	1, 2
species / plantae efferatae, ~ aufugae	escaped species / plants	flüchtige Arten / Pflanzen, verwilderte Arten / Pflanzen	szökevényfajok, szökevény-növények	2, 5
habitus	established	ansässig	megtelepedett	2
species inhabitantes, inhabitantes	established species, establisheds	ansässige Arten, Ansässige, Ansiedlers	megtelepedett fajok, megtelepedettek	2
habratio	establishment	Ansiedlung	megtelepedés	2
euapophyta	euapophytes	Euapophyten	euapofitonok	1
euarchaeophyta	euarchaeophytes	Euarchäophyten	euarcheofitonok	2
eudiversitas	eudiversity	Eudiversität	eudiverzitás, őshonos és idegen növények együttes sokfélesége	–
habitates / typus vegetationis	euhermerobous habitats	euhermerobe Standorte	euhermerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól erősen érintett élőhelyek / növényzeti típusok / növények</i> ^{BL}	–
plantae euhermerobae	vegetation types / plants	Vegetationstypen / Pflanzen	euhermerofil növények, <i>emberhatású élőhelyeket kedvelő növények</i> ^{BL}	1, 2
plantae euhermerophilae	euhermerophilous plants	euhermerophile Pflanzen	euhermerofób növények, <i>emberhatású élőhelyeket nem kedvelő növények</i> ^{BL}	1, 2
plantae euhermerophobae	euhermerophobic plants	euhermerophobe Pflanzen	euneofitonok	2
euneophyta	euneophytes	Euneophyten	euszinantróp	–
eusynanthropicus	eusynanthropic	eusynanthrop	euszinantrópizáció	–
eusynanthropisatio	eusynanthropisation	Eusynanthropisation	egzotikus növények / fajok, idegen növények / fajok, másföldi növények / fajok	2
plantae / species exoticae	exotic plants / species	exotische Pflanzen / Arten	egzotikus / idegen / másföldi elterjedés	–
area exotica ^a	exotic range	exotische Verbreitung	<i>terjedő őshonos fajok</i> ^{BL, BDZ, DI}	1
species indigenae expandae ^a	expanding native species	ausbreitende einheimische Arten	elvadult növények	2
plantae ferales	feral plants	verwilderte Pflanzen	szegetalis gyomnövények, szántóföldi gyomnövények, vetési gyomnövények, szegetália	7
segetalia	field-weeds	Ackerunkräuter, Saatunkräuter	külföldi fajok	2
species externus	foreign species	ausländische Arten	kerti szökevény	1, 2
abfugus hortensis ^a	garden escapee	Gartenflüchtling	kertiszökevény	–
hortifugus	garden-fleeting	gartenflüchtig	kerti növények	1, 2
plantae hortenses	garden plants	Gartenpflanzen	kerti gyomok	7
herbae inutiles hortenses	garden weeds	Gartenunkräuter	<i>termőhelymódosító antropochória</i> ^{BL}	–
anthropochoria habitatis ^a	habitat-anthropochory	Standorts-Anthropochorie	káros növények	7
planta noxia ^a	harmful species	schädliche Pflanzen	helenopalaeofitonok	2
helenopalaeophyta	helenopalaeophytes	Helenopaläophyten	hemeradiafór növények / növénytársulások, <i>kultúráközömbös növények / növénytársulások</i> ^{BL}	1
plantae / associationes plantae	hemeradiaphorous plants / plant communities	hemeradiaphore Pflanzen / Pflanzengesellschaften	hemeroapofitonok, visszavadult termesztett őshonos növények	1
hemeradiaphorae	hemeradiaphorae			
hemeroapophyta	hemeroapophytes	Hemeroapophyten		

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
habitates / typus vegetationis / plantae hemerobae gradus hemerobiae species hemerochorae, hemerochora	hemerobous habitats / vegetation types / plants degree of hemeroby hemerchorous species, hemerchoreas	hemerobe Standorte / Vegetationstypen / Pflanzen Hemerobiestufen, Hemerobiegraden hemerchore Arten, Hemerochoren	hemerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól érintett élőhelyek</i> / növényzeti típusok / növények ^{BL} hemeróbia-fokozatok, <i>kultúrhatás-fokozatok</i> ^{BL} hemerochór fajok, <i>kultúrával terjedő fajok</i> ^{BL} , hemerochórok, <i>kultúrával terjedők</i> ^{BL}	– – 1, 2
hemerochoria hemeronaturalisatio plantae / communitates plantae hemerophilae, hemerophiles ^a	hemerochory hemeronaturalisation hemerophilous plants / plant communities, hemerophiles, man-accompanying ~	Hemerochorie Hemeronaturalisierung hemerophile Pflanzen / Pflanzengesellschaften, kulturfähige ~, Hemerophilen	hemerochória, <i>kultúrával terjedés</i> ^{BL} hemeronaturalizáció hemerofil növények / növénytársulások, <i>kultúrákedvelő növények / növénytársulások</i> , ^{BL} hemerofilek	– – 1, 2
plantae / associationes plantarum hemerophobae, hemerophobes ^a	hemerophobous plants / plant communities, retreating ~, hemerophobes	hemerophobe Pflanzen / Pflanzengesellschaften, kulturfeinde ~, Hemerophoben	hemerofób növények / növénytársulások, <i>kultúrakerülő növények / növénytársulások</i> , ^{BL} hemerofóbok	1 (2)
hemerophyta hemiagriophyta hemiagroneophyta hemiapophyta hemiautophyta holoagriophyta holoapophyta holo-archaeoagriophyta holourbanus habitates artificiales ^a	hemerophytes hemiagriophytes hemiagroneophytes hemiapophytes hemiautophytes holoagriophytes holoapophytes holo-archaeoagriophytes holourban human-made habitats	Hemerophyten, Kulturfreunde Hemiagriophyten Hemiagroneophyten Hemiapophyten Hemiautophyten Holoagriophyten Holoapophyten Holo-archaeoagriophyten holourban künstliche Habitate, von Menschenhand geschaffene Habitate	hemerofitonok, <i>kultúrákövető növények</i> ^{BL} hemiagriofitonok hemiagroneofitonok hemiapofitonok hemiautofitonok holoagriofitonok holoapofitonok holo-archeagriofitonok holourbán mesterséges élőhelyek, emberalkotta élőhelyek	1, 2 2 2 1 1 2 1 2 – –
hydroapophyta idiochora idiochorophyta idiochorus immigrantes immigratus immigratio modus immigrationis tempus immigrationis species importae species indigenae	hydroapophytes idiochoreas idiochorophytes idiochorous immigrants immigrate immigration immigration, manner of ~ immigration, time of ~ imported species indigenous species	Hydroapophyten Idiochoren, Einheimischen Idiochorophyten, einheimische Pflanzen idiochor, einheimisch Immigranten, Einwanderer eingewandert Immigration, Einwanderung Einwanderungsweise Einwanderungszeit importierte Arten einheimische Arten, alteinheimische Arten, eingeborene Arten, Indigenaten	hidroapofitonok, vízi apofitonok idiochórok, őshonosak idiochorofitonok, őshonos növények idiochór, őshonos bevándorlók bevándorolt bevándorlás bevándorlás módja bevándorlás ideje importált fajok, behozott fajok őshonos fajok	1 2 2 2 2 – – – – 2 1
industriophilus	industriophilous	industriophil	indusztriofil, <i>iparterület-kedvelő</i> ^{BL}	–
industriophyta	industriophytes, younger neophytes	Industriophyten, Industriebegleiter, Jungeinwanderer	indusztriofitonok, <i>ipari forradalom nyomán terjedő idegen növények</i> , ^{BL} fiatal neofitonok	2
plantae inutiles infectae ^a introductio volentus ^a plantae volente introductae ^a species introductae	infesting weeds intentional introduction intentionally introduced plants introduced species	infektiöse Unkräuter absichtliche Einführung absichtlich eingeführte Pflanzen eingeführte Arten	fertőző gyomnövények szándékos betelepítés szándékosan betelepített növények behurcolt fajok, <i>bekerült fajok</i> ^{BL} (= szándékosan betelepített fajok + akaratlanul behurcolt fajok)	1, 2 – 2 2
introductio via introductionis ^a modus introductionis tempus introductionis invado (3, -vasi, -vasus) invadores	introduction introduction pathways introduction, manner of ~ introduction, time of ~ invade invaders	Einführung, Introduktion Wege der Einführung / des Introduktions Einführungsweise Einführungszeit dringt ein, invasiert Invaders, Eindringende, Überfallende	behurcolás, <i>bekerülés</i> ^{BL} behurcolási utak, <i>bekerülési utak</i> ^{BL} behurcolás módja, <i>bekerülés módja</i> ^{BL} behurcolás ideje, <i>bekerülés ideje</i> ^{BL} <i>be- v. előzőnlük</i> ^{BL} , (<i>valamit</i>) <i>megszáll</i> ^{MG} invádorok, <i>be- v. előzőnlők</i> ^{BL}	– – – – 4 4

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
invadans	invading	eindringend, überfallend	<i>be- v. előzőnlő^{BL}</i>	4
invasibilitas	invasibility	Invasibilität	invazibilitás, <i>előzőnlőhetőség^{BL}</i>	4
invasio	invasion	Invasion	invázió, <i>be- v. előzőnlés^{BL}</i>	4
via invasionis ^a	invasion pathways	Wege der Invasion	invázió útjai	–
invadens, invasivus	invasive	invasiv, eindringend, überfallend	inváziós, <i>be- v. előzőnlő^{BL}</i>	4
plantae invadentes	invasive plants	invasive Pflanzen	inváziós növények, <i>özönnövények^{BL}</i>	4
species invadentes	invasive species	invasive Arten	inváziós fajok, <i>özönfajok^{BL}</i>	4
herbae inutiles invadentes ^a	invasive weeds	invasive Unkräuter	inváziós gyomok, <i>özöngyomok^{BL}</i>	4, 7
invasivitas	invasiveness	Invasionsfähigkeit	invazivitás, <i>inváziós képesség^{BDZ} be- v. előzőnlőképesség^{BL}</i>	4
invasores	invasives	Invasoren	inváziósok, <i>be- v. előzőnlők^{BL}</i>	4
plantae involente introductae ^a	involuntarily introduced plants	unbeabsichtlich eingeschleppte Pflanzen	akaratlanul behurcolt növények	2
introductio involentus ^a	involuntary introduction	unbeabsichtliche Einschleppung	akaratlan bebehurcolás	–
kenapophyta	kenapophytes	Kenapophyten	kenapofitonok, <i>talaj-apofitonok^{BL}</i>	1
kenophyta, allophyta kenea	kenophytes	Känoophyten, Neuadventive, Neubürger	kenofitonok, <i>újjövevény-növények^{BL}</i>	2
neophyta serotina	late neophytes	Spätneophyten	kései neofitonok	2
leimapophyta	leimapophytes	Leimapophyten	leimapofitonok, gyp-apofitonok	1
macroautapophyta	macroautapophytes	Makroautapophyten	makroautapofitonok	1
species synanthropices	man-accompanying plants / plant communities	menschbegleitende Pflanzen / Pflanzengesellschaften	emberkövető növények / növénytársulások	1, 2
habitates anthropogenae	man-made habitats	menscherschaffende Habitate, künstliche Habitate	emberalkotta élőhelyek, mesterséges élőhelyek	–
melanthro(po)phyta	melanthro(po)phytes	Melanthro(po)phyten	melantro(po)fitonok	1, 2
mesoautapophyta	mesoautapophytes	Mesoautapophyten	mezoautapofitonok	1
habitates / typus vegetationis / plantae mesohemerobae	mesohemerobous habitats / vegetation types / plants	mesohemerobe Standorte / Vegetationstypen / Pflanzen	mezohemerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól közepesen érintett élőhelyek / növényzeti típusok / növények^{BL}</i>	–
plantae mesohemerophilae	mesohemerophilous plants	mesohemerophile Pflanzen	mezohemerofil növények, <i>emberhatású élőhelyeket kedvelő növények^{BL}</i>	1, 2
plantae mesohemerophobae	mesohemerophobous plants	mesohemerophobe Pflanzen	mezohemerofób növények, <i>emberhatású élőhelyeket nem kedvelő növények^{BL}</i>	1, 2
habitates / typus vegetationis / plantae metahemerobae	metahemerobous habitats / vegetation types / plants	metahemerobe Standorte / Vegetationstypen / Pflanzen	metahemerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól végtelenesen érintett élőhelyek / növényzeti típusok / növények^{BL}</i>	–
metaphyta	metaphytes	Metaphyten	metafitonok, <i>tartósan megtelepedett növények^{UL}</i>	2
metasynanthropicus	metasynanthropic	metasynanthrop	metaszinántróp	–
metasynanthropisatio	metasynanthropisation	Metasynanthropisation	metaszinántropizáció	–
microautapophyta	microautapophytes	Mikroautapophyten	mikroautapofitonok	1
planta migratoria, migrantes	migrant plants, migratory plants, migrants	Wanderpflanzen, Wanderers	vándornövények, vándorok	1, 2
nativus	native	nativisch, nativistisch, einheimisch, urwüchsig	natív, őshonos	1
herbae inutiles areae naturales ^a	natural area weeds	naturgeschützliche Unkräuter ^a	<i>természetvédelmi gyomok^{BDZ}</i>	7
naturalisata	naturalized	naturalisiert, eingebürgert	meghonosodott	3, 4
plantae / species naturalisatae	naturalized plants / species	naturalisierte Pflanzen / Arten, Eingebürgerte ~	meghonosodott növények / fajok	3, 4
naturalisatio	naturalization	Naturalisierung, Einbürgerung	naturalizáció, meghonosodás	–
gradus naturalisationis ^a	naturalization, degree of ~	Stufen / Grade der Naturalisation, ~ der Einbürgerung, ~ der Einfügung, Einbürgerungsgrad, Einfügungsgrad	naturalizáció foka, meghonosodás foka, beilleszkedés foka	–
gradus naturalitatis ^a	naturalness, degree of ~	Natürlichkeitsgliederungen	természetesség-fokozatok	–
habitates naturae propinque ^a	near-nature habitats	naturnahe Habitate	természetközeli élőhelyek	–
neodiversitas	neodiversity	Neodiversität	neodiverzitás, <i>újjövevények sokfélesége^{BL}</i>	–
neophemerophyta	neophemerophytes	Neophemerophyten	neofemerofitonok	2
neo-ergasiophygophyta	neo-ergasiophygophytes	Neo-ergasiophygophyten	neo-ergaziofigofitonok	1, 2
neoergasiophyta, plantae cultae in praesenti ^a	neoergasiophytes, plants cultivated recently	Neoergasiophyten, gegenwärtige kultivierte Pflanzen	neoergaziofitonok, jelenleg termesztett növények	1, 2
neohemerophyta	neohemerophytes	Neohemerophyten	neohemerofitonok	2
neoindigenophyta	neoindigenophytes	Neoindigenophyten, neuheimische Pflanze	neoindigenofitonok, <i>újhonos növények^{BL}</i>	2

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
neosynanthropophyta, neosynanthropices	neosynanthropophytes, neosynanthropes	Neosynanthropophyten, Neosynanthrope	neoszinantropofitonok, neoszinantrópok	1, 2
neophyta	neophytes	Neophyten, Neuadventiven, Neubürger, Neueinwanderer	neofitonok, <i>újjövevénynövények</i> ^{BL}	2
neophytismus	neophytism	Neophytismus	neofitizmus	–
neophytia	neophyty	Neophytie	neofitia	–
neoterodiversitas	neoterodiversity	Neoterodiversität	neoterodiverzitás, (a XIX. század vége óta terjedő) <i>újjövevények sokfélesége</i> ^{BL}	–
neotherophyta	neotherophytes	Neotherophyten	neoterofitonok, (a XIX. század vége óta terjedő) <i>újjövevénynövények</i> ^{BL}	2
neoxenophyta	neoxenophytes	Neoxenophyten	neoxenofitonok	2
species colonisantes novae ^a	new colonising species	neue kolonisierte Arten	<i>újkolonizáló fajok</i> ^{BL}	2
adventus, adveniens	newcomers	Neuadventive, Neubürger	<i>újjövevények</i> ^{BL}	2
nitrophyta	nitrophytes	Nitrophyten, Nitratpflanzen, Salpeterpflanzen, Düngerzeiger	nitrofitonok, nitrátkedvelő növények, nitrátjelző növények	2
herbae inutiles sine agriculturam ^a	non-agricultural weeds	nicht-landwirtschaftliche Unkräuter	nem-mezőgazdasági gyomok	1, 2
non autochthonus	non-autochthonous	nicht autochthone	nem autochton, nem őshonos	7
non indigenus	non-indigenous	nicht einheimisch, nicht ureingesessen	nem őshonos	2
non invadens	non-invasive	nicht invasiv	nem inváziós	2
non nativus	non-native	nicht einheimisch, nicht ureingesessen	nem őshonos	3
non aboriginalis	not aboriginal	nicht einheimisch, nicht ureingesessen	nem őshonos	2
hybrida nothoxena	nothoxenous hybrid	Adventivbastard	jövevény-hibrid	2
nothoxenus	nothoxenous, adventive	nothoxen, adventiv	jövevény	2
oekioliophyta	oekioliophytes	Ökioliophyten	ökioliopofitonok, <i>őshonos kultúrreliktumok</i> ^{BL}	2
oekiophygophyta	oekiophygophytes	Ökiophygophyten	ökiufigofitonok, <i>őshonos kultúrszökevények</i> ^{BL}	1
oekiophyta	oekiophytes	Ökiophyten	ökiofitonok, <i>spontán módon kultúrába került őshonos növények</i> ^{BL}	1
adveniens veterē ^a	oldcomers	Altadventive	<i>őjövevények</i> ^{BL}	1
immigrantes veteres ^a	older immigrants	altere Immigranten, altere Einwanderer	régi bevándorlók	2
neophyta archaia ^a	older neophytes	Altneophyten	régi neofitonok	2
ager incultus vetus ^a	old-field	Altbrache ^a	<i>óparlag</i> ^{BL-MZs}	2
habitates / typus vegetationis / plantae oligohemerobae	oligohemerobous habitats / vegetation types / plants	oligohemerobe Standorte / Vegetationstypen / Pflanzen	oligohemerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól kevésbé érintett élőhelyek / növényzeti típusok / növények</i> ^{BL}	–
plantae oligohemerophilae	oligohemerophilous plants	oligohemerophile Pflanzen	oligohemerofil növények, <i>ember által kevésbé befolyásolt élőhelyeket kedvelő növények</i> ^{BL}	–
plantae oligohemerophobae	oligohemerophobous plants	oligohemerophobe Pflanzen	oligohemerofób növények, <i>ember által kevésbé befolyásolt élőhelyeket kerülő növények</i> ^{BL}	1, 2
species opportunistae, species indigenae expandae	opportunistic species, expanding native species	opportunistische Arten, ausbreitende einheimische Arten	opportunista fajok, <i>terjedő őshonos fajok</i> ^{BL-BDZ-DI}	1, 2
orbitophilophyta ^a	orbitophilous plants	orbitophile Pflanzen	orbitofil növények, <i>út-/nyom-/pálya-kedvelő növények</i> ^{BL}	1
oreoapophyta	oreoapophytes	Oreoapophyten	oreoapofitonok	–
plantae ornamentales	ornamental plants, ornamentals	Zierpflanzen	dísznövények	1
palaeoarchaeophyta	palaeoarchaeophytes	Paläoarchäophyten	paleoarcheofitonok	1, 2
paleophyta	paleophytes	Paläophyten	paleofitonok	2
plantae panhemerophilae	panhemerophilous plants	panhemerophile Pflanzen	pánhemerofil növények, <i>csak emberhatású helyeken előforduló növények</i> ^{BL}	2
plantae panhemerophobae	panhemerophobous plants	panhemerophobe Pflanzen	pánhemerofób növények, <i>emberhatású helyeket elkerülő növények</i> ^{BL}	2
pansynanthropicus	pansynanthropic	pansynanthrop	pánszinantróp	1, 2
pansynanthropisatio	pansynanthropisation	Pansynanthropisation	pánszinantropizáció	–
paraneophyta	paraneophytes	Paraneophyten	paraneofitonok	–
herbae inutiles pascentes ^a	pastoral weeds	Weideunkräuter	legelőgyomok	–
penetrantes	penetrants	Penetranten	behatolók	2
peregrinus	peregrine, wandering	wandernd	peregrinus, vándorló	7
species persistens vivendae (post cultionis) ^a	persisting species (after cultivation)	bleibende Arten (nach Kultivation)	továbbélő fajok (termesztés után)	2
phell(id)ophyta, plantae ruderales	phell(id)ophytes, ruderal plants	Phell(id)ophyten, Ruderalpflanzen, Schuttpflanzen	fell(id)ofitonok, ruderalis növények, romtalaj-növények	2, 5
				2
				1, 2

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
philanthropophyta	philanthropophytes	Philanthropophyten	filantropofitonok, kultúrnövények, termesztett növények	1, 2
pestus plantarum	plant pests	pflanzliche Schädlinge	növényi kártevők	7
habitates / typus vegetationis / plantae polyhemerobae	polyhemerobous habitats / vegetation types / plants	polyhemerobe Standorte / Vegetationstypen / Pflanzen	polihemerób élőhelyek / növényzeti típusok / növények, <i>kultúrhatástól nagyon erősen érintett élőhelyek / növényzeti típusok / növények^{BL}</i>	–
polysynanthropic	polysynanthropic	polysynanthrop	poliszinatróp	–
polysynanthropisatio	polysynanthropisation	Polysynanthropisation	poliszinantropizáció	–
postneophyta	postneophytes	Postneophyten	posztneofitonok	2
postneophytismus	postneophytism	Postneophytismus	posztneofitizmus	2
postsynanthropisatio	postsynanthropisation	Postsynanthropisation	posztzinantropizáció	–
praesynanthropic	presynanthropic	presynanthrop	preszinatróp	–
praesynanthropisatio	presynanthropisation	Presynanthropisation	preszinantropizáció	–
proanthropophyta, planta indigena	proanthropophytes, indigenous plants	Proanthropophyten, einheimische Pflanzen	proanthropofitonok, (az emberi befolyást megelőző idők óta ott élő) őshonos növények	1
plantae problemantes	problem plants	problematische Pflanzen	problematikus növények, gondot okozó növények	7
proneophyta	proneophytes	Proneophyten	proneofitonok	2
prosynanthropic	prosynanthropic	prosynanthrop	proszinatróp	–
protosynanthropic	protosynanthropic	protosynanthrop	protoszinatróp	–
protosynanthropisatio	protosynanthropisation	Protosynanthropisation	protoszinantropizáció	–
pseudoapophyta	pseudoapophytes	Pseudoapophyten	pszeudoapofitonok	1
romanopalaeophyta	romanopalaeophytes	Romanopaläophyten	romanopaleofitonok	2
rudera, ruderaum	rubbish heaps, waste places	Schutthaufen, Schuttplätze, Ruderalhutthaufen	szemetes helyek, romos helyek, roncssterületek	–
flora / vegetatio ruderalis	ruderal flora / vegetation	Ruderalflora, Ruderalvegetation	ruderalis flóra / vegetáció, romtalaj-flóra / -vegetáció	–
habitatae ruderales	ruderal habitats / sites	ruderales Habitate, Ruderalstandort	ruderalis élőhelyek, romtalaj-élőhelyek	–
associatio plantae ruderales ^a	ruderal plant communities	ruderales Pflanzengesellschaften	ruderalis növénytársulások, romtalaj-növénytársulások	–
plantae ruderales, ruderalia	ruderal plants, ruderales, ruderalia	Ruderalpflanzen, Schuttpflanzen, Ruderalia	ruderalis növények, romtalaj-növények, ruderalia	1, 2
herbae inutiles ruderales ^a	ruderal weeds	Ruderalunkräuter	ruderalis gyomok, romtalaj-gyomok	7
ruderalis	ruderal, growing among rubbish	ruderal, schuttliebend, schuttbewohnend	ruderalis, romtalajon növő, szemetes helyen növő	–
ruderalisatio	ruderalisation	Ruderalisierung	ruderalizáció, romtalajosodás	–
ruderales	ruderales	schuttig	szemetes	–
ferus, efferatus	run wild	verwildert	elvadult	–
feritas ^a	running wild	Verwilderung	elvadulás	–
apophytismus falsus ^a	seeming apophytism	Scheinapophytie	látszólagos apofitizmus	1
plantae / species / herbae inutiles	segetal plants / species / weeds, segetalia	Segetalpflanzen / -arten / -unkräuter, Ackerpflanzen / -arten / -unkräuter, Segetalia	szegetális növények / fajok / gyomok, szántóföldi növények / fajok / gyomok, szegetália	1, 2, 7
herbae inutiles segetales	segetal weeds	segetale Unkräuter	szegetális gyomok, szántóföldi gyomok	–
segetales	segetal, growing in cornfields	segetal, saatefeldbewohnend	szegetális, szántóföldi	–
semi-archaeoagriophyta	semi-archaeoagriophytes	Semi-archäoagriophyten	szemi-archeagriofitonok	2
habitates seminaturales ^a	seminatural habitats	halbnatürliche Habitate	féltermészetes élőhelyek	–
herbae inutiles speirochorae ^a	speirochoric arable weeds	speirochore Ackerwildkräuter	speirochór szántóföldi gyomok, vetőmagokkal terjedő gyomok	7
spontaneophyta	spontaneophytes	Spontaneophyten	spontaneofitonok	1
plantae spontaneae	spontaneous plants	spontane Pflanzen, wildwachsende Pflanzen	spontán növények, vadontermő növények	1
statophyta	statophytes	Statophyten	statofitonok, állandó megtelepedésű növények	2
plantae subcultae	subcultivated plants	subkultivierte Pflanzen	részben termesztett növények	1, 2
plantae subspontaneae	subspontaneous plants	subspontane Pflanzen, verwilderte P., wiederverwilderte P., kulturflichtige P.	szubszponán növények, elvadult növények, visszavadult növények, kultúrszökevény-növények	2
species / habitates synanthropices	synanthropic species / habitats	synanthrope Arten / Habitate / Standorten	szinatróp fajok / élőhelyek, emberkövető fajok / élőhelyek	1, 2
synanthropisatio	synanthropisation	Synanthropisation	szinantropizáció	–
synanthropophyta	synanthropophytes	Synanthropophyten	szinantropofitonok, emberi környezetben élő növények, emberkövető növények	1, 2
synanthropus	synanthropous	synanthrop, menschenliebend	szinatróp, emberi környezetben élő, emberkövető	–
synanthropia	synanthropy	Synanthropie	szinantropia, emberkövetés	–

görög és/vagy latin név	angolosított és angol név	németesített és német név	magyarosított és magyar név	Br. No.
tameiochimophyta	tameiochimophytes	Tameiochimophyten	tameiokimofitonok, szaporodóképletükkel a betakarított vetőmagban áttelelő szántóföldi növények	1, 2
transformabilitas ^a	transformability	Transformierbarkeit	transzformálhatóság, átalakíthatóság	–
species plantae transformantes, transformantes ^a	transformer plant species, transformers	transformierende Pflanzenarten, Transformierer	transzformer növényfajok, transzformerek, <i>átalakító növényfajok</i> ^{BL} , <i>átalakítók</i> ^{BL} , <i>társulásromboló növényfajok</i> ^{BL} , <i>társulásrombolók</i> ^{BL}	6
transformeritas ^a	transformerness	Transformierfähigkeit	transzformálóképesség, átalakítóképesség	–
transformans ^a	transforming	transformierend	transzformáló, <i>átalakító</i> ^{BL} , <i>társulásromboló</i> ^{BL}	–
species translocatae	translocated species	translokierte Arten, verlegte Arten	transzlokált fajok, áthelyezett fajok	2
anthropochoria transportis ^a	transport-anthropochory	Transport-Anthropochorie	szállítási antropochória	–
turbator	turbator	Turbierer	<i>turbátor</i> ^{ScCs} , <i>zavargó</i> ^{BL} , bekerülési térségében a természetes szukcessziós folyamatot akadályozó jövevény gyomnövény	2
plantae incultae	uncultivated plants	unbebaute / wildwachsende / spontane Pflanzen	nem termesztett növények, vadon termő növények, spontán növények	1
plantae involente introductae ^a	unintentionally introduced plants	unbeabsichtigt eingeschleppte Pflanzen	akaratlanul behurcolt növények	2
species urbanoneutrales	urbanoneutral species	urbanoneutrale Arten	<i>várossemleges fajok</i> ^{BL}	1, 2
species urbanophilae	urbanophilous species	urbanophile Arten	<i>városkedvelő fajok</i> ^{BL}	1, 2
species urbanophobae	urbanophobic species	urbanophobe Arten	<i>városkerülő fajok</i> ^{BL}	1, 2
plantae vagabundae, ^a plantae vagantes ^a	vagant plants, wandering plants	vagante Pflanzen, wandernde Pflanzen, umherschweifende Pflanzen	vágáns növények, <i>bolyongó növények</i> ^{BL} , vándorló növények, vándornövények	1, 2
plantae vineales	vineyard-plants	Weinbergpflanzen, Weingartenpflanzen	szőlőskerti növények	1, 2
plantae volente introductae ^a	voluntarily introduced plants	beabsichtigt eingeführte Pflanzen	szándékosan behozott növények	2
species alienae occasae ^a	waif species, waifs, temporarily persisting species	gelegentlich auftretende Arten, unbeständige Gäste	átmenetileg felbukkanó fajok, <i>alkalmi fajok</i> ^{BL} , <i>vendégfajok</i> ^{ScCs}	2, 5
ager incultus	waste (ground / field / land), fallow ground / field / land	Brache, Brachfeld, Brachland, Brachacker	parlag, parlagföld, parlagterület, ugar	–
herbae inutiles	weeds	Unkräuter	gyomnövények	7
plantae sponte virentes ^a	wild growing plants	wildwachsende Pflanzen, spontane Pflanzen	vadon termő növények, spontán növények	1
xenoagriophyta	xenoagriophytes	Xenoagriophyten	xenoagriofitonok	2
xenodiversitas	xenodiversity	Xenodiversität	xenodiverzitás, <i>idegen (növények) sokfélesége</i> ^{BL}	–
xenoergasiophyta	xenoergasiophytes, unintentionally introduced cultivated plants	Xenoergasiophyten, unbeabsichtigt eingeführte kultivierte Pflanzen	xenoergaziofitonok, akaratlanul behurcolt termesztett növények	2
xenoflora	xenoflora	Xenoflora	xenoflóra, <i>idegen eredetű flóra</i> ^{BL}	2
xenonaturalisatio	xenonaturalisation	Xenonaturalisierung	xenonaturalizáció, idegenhonosodás	–
xenophyta	xenophytes, unintentionally introduced plants	Xenophyten, unbeabsichtigt eingeschleppte Pflanzen, eingeschleppte Pflanzen	xenofitonok, akaratlanul behurcolt növények	2
plantae xenospontaneae	xenospontaneous plants	xenospontane Pflanzen	xenospontán növények	2
xeropoiophyta	xeropoiophytes, heat plants	Xeropoiophyten, Unkräuter	gyomnövények	7
neophyta kenea ^a	younger neophytes	Jungneophyten	fiatal (nemrég bekerült) neofitonok	2

2. táblázat A flóra alkotóelemeinek osztályozása az antropochória szempontjai (florisztikai „státusz”) szerint, SCHROEDER (1969 és 1998) nyomán,

az egyes szakkifejezések görög/latin és angol megfelelőivel, továbbá azok meglévő, illetve javasolt magyar fordításaival kiegészítve

Table 2 Classification of flora components according to the aspects of anthropochory (floristic 'status') after SCHROEDER (1969 and 1998), the individual terms'

Greek/Latin and English equivalents as well as completed with the existing and proposed Hungarian translations

Táfel 2 Klassifizierung von Florenbestandteilen nach Gesichtspunkten der Anthropochorie (floristischer „Status“) nach SCHROEDER (1969 und 1998), ergänzt mit griechisch/lateinischen und englischen Entsprechungen einiger Fachausdrücke und mit deren bereits vorhandenen bzw. vorgeschlagenen ungarischen Übersetzungen

meghonosodás foka szerinti csoportosítás grouping on the basis of the degree of naturalization Gruppierung nach dem Einbürgerungsgrad		tartósabb helyfoglalás van a vegetációban lasting place in the vegetation fester Platz in der Vegetation		tartóssabb helyfoglalás nincs a vegetációban no lasting place in the vegetation kein fester Platz in der Vegetation					
különböző csoportosítási változatok unterschiedliche Zusammenfassungen	emberi beavatkozás előtt before human influence vor Eingreifen des Menschen	emberi befolyás alatt under human influence unter Einfluss des Menschen	„történelemelőtti” időkben* in „prehistoric” times* in „prähistorischer” Zeit* „történelmi” időkben” in „historic” times” in „historischer” Zeit”	az eredeti vegetációban in the original vegetation in ursprünglicher Vegetation	a potenciálisan természetes, de nem eredeti vegetációban in potentially natural, but not in original vegetation in potentieller natürlicher, aber nicht in ursprünglicher Vegetation	az aktuális, de nem potenciálisan természetes vegetációban in actual, but not in potentially natural vegetation in aktueller, aber nicht in potentieller natürlicher Vegetation	de vadon előforduló but found in the wild aber wildwachsend vorkommend	csak termesztésben előforduló only found in cultivation nur kultiviert vorkommend	
				I. őshonos növények IDIOCHOROPHYTA indigenous plants einheimische Pflanzen	II. újhonos n. AGRIOPHYTA agriophytes neuhemische P.	III. kultúrügő n. EPOIKOPHYTA epocophytes kulturrabhängige P.	IV. alkalmi n. EPHEMEROPHYTA ephemeral plants unbeständige P.	V. (csak) termesztett n. ERGASIOPHYTA /only/ cultivated p. /nur/ kultivierte P.	
				őshonos növények P. IDIOCHORAE idiochorous plants idiochore Pflanzen	emberrel terjedő növények PLANTAE ANTHROPOCHORAE anthropochorous plants anthropochore Pflanzen				
				megtelepedett növények PLANTAE HABITATAE established plants ansässige Pflanzen					
bekerülés ideje szerinti csoportosítás grouping on the basis of the degree of immigration Gruppierung nach der Einwanderungszeit	emberi beavatkozás előtt before human influence vor Eingreifen des Menschen	emberi befolyás alatt under human influence unter Einfluss des Menschen	„történelemelőtti” időkben* in „prehistoric” times* in „prähistorischer” Zeit* „történelmi” időkben” in „historic” times” in „historischer” Zeit”	őshonos növények PLANTAE INDIGENAE indigenous plants einheimische Pflanzen	meghonosodott növények PLANTAE NATURALISATAE naturalised plants eingebürgerte Pflanzen	alkalmi növények PLANTAE OCCASAE casual plants gelegentliche Pflanzen	(csak) termesztett növények PLANTAE CULTAE (PROPRIE) /only/ cultivated p. /nur/ kultivierte P.		
				vadon termő növények PLANTAE EFFERATAE feral plants wildwachsende Pflanzen					
				1. őshonos növények IDIOCHOROPHYTA idiochorophytes Idiochorophyten					
				2. őjövevénynövények ^{BU} ARCHAEOPHYTA oldcomer plants altadväntive Pflanzen					
bekerülés módja szerinti csoportosítás grouping on the basis of the manner of introduction Gruppierung nach der Einführungungsweise	ember által akaratlanul behurcolt involuntarily introduced by humans unabsichtlich vom Menschen eingebracht	emberi befolyás nélkül without human influence ohne Einfluss des Menschen	emberi befolyás alatt under human influence unter Einfluss des Menschen	A. őshonos növények IDIOCHOROPHYTA idiochorophytes Idiochorophyten					
				B. benyomult növények ^{BU} ACOLUTOPHYTA acolutophytes eingedrungene Pflanzen					
				C. behurcolt növények ^{BU} XENOPHYTA xenophytes eingeschleppte Pflanzen					
				D: elvadult növények ^{BU} ERGASIOPHYGOPHYTA feral plants verwilderte Pflanzen					
ember által szándékosan behozott (hemerochor) intentionally introduced by humans (hemerochorous) absichtlich vom Menschen eingeführt (hemerochore)					(csak) termesztett n. E. ERGASIOPHYTA ergasiophytes Ergasiophyten				

(* Európa és Amerika esetében 1492-ig / In case of Europe and America up to 1492 / Im Falle Europas und Amerikas bis 1492)

(** Európa és Amerika esetében 1492-től / In case of Europe and America from 1492 / Im Falle Europas und Amerikas von 1492)

(^{BU} = BALOGH L. javaslata / proposal by L. BALOGH / Vorschlag von L. BALOGH)

3. táblázat A növények invázió-ökológiai szempontú felosztása RICHARDSON *et al.* (2000) alapvető munkája nyomán (kissé módosítva), az egyes szakkifejezések latin és német megfelelőivel, továbbá azok meglévő, illetve javasolt magyar fordításával kiegészítve
- Table 3 Classification of plants from the point of view of invasion-ecology according to the basic work of RICHARDSON *et al.* (2000; slightly modified), with the equivalents of the individual terms in Latin, English and German language and completed with the existing and proposed Hungarian translations
- Tafel 3 Aufteilung der Pflanzen nach invasion-ökologischem Aspekt nach der grundsätzlichen Arbeit von RICHARDSON *et al.* (2000; wenig modifiziert), ergänzt mit lateinischen, englischen und deutschen Entsprechungen einiger Fachausdrücke, weiterhin mit ihren bereits vorhandenen bzw. vorgeschlagenen ungarischen Übersetzungen

meghonosodás foka szerinti csoportosítás grouping on the basis of the degree of naturalization <i>Gruppierung nach dem Einbürgerungsgrad</i>		
őshonos növények PLANTAE INDIGENAE (indigenous plants) (<i>einheimische Pflanzen</i>)	idegen növények PLANTAE ALIENAE alien plants fremde Pflanzen	
	alkalmi idegen növények ⁿⁱ PLANTAE ALIENAE OCCASAE casual alien plants okkasionelle fremde Pflanzen	meghonosodott növények PLANTAE NATURALISATAE naturalised plants naturalisierte Pflanzen
	nem özönnövények ⁿⁱ PLANTAE NON INVADENTES non-invasive plants nichtinvasive Pflanzen	özönnövények ⁿⁱ PLANTAE INVADENTES invasive plants invasive Pflanzen
	nem átalakító növények ⁿⁱ PLANTAE NON TRANSFORMANTES non-transformer plants nichttransformierende Pflanzen	
	átalakító növények ⁿⁱ PLANTAE TRANSFORMANTES transformer plants transformierende Pflanzen	

(ⁿⁱ = BALOGH L. javaslatára / proposal by L. BALOGH / Vorschlag von L. BALOGH)

TUDOMÁNYTERÜLETI ÁTTEKINTÉSEK

A PLAZMODEZMÁK

CSEH EDIT

ELTE Növényélettani Tanszék, 1518. Budapest, Pf. 120

Elfogadva: 2003. október 31.

Kulcsszavak: plazmodezma, kísérősejt, rostacső, floemelem

Összefoglalás: A plazmodezmák a növények életében meghatározó szerepet játszanak. A sejtek között megteremtik az anyagkicserélődés lehetőségét, de meg is akadályozhatják azt. A plazmodezmák keletkezésük alapján kétfélek lehetnek: az elsődleges plazmodezmák a sejtek osztódása során keletkeznek, a másodlagos plazmodezmák a már meglévő sejtfalakat törik át. A szimplaszt (MÜNCH 1930) a plazmodezmák összekapcsolódása a gyökér csücsktől a hajtás csúcsokig. A plazmodezmák száma változó, teljes hiányuk csak néhány speciális esetben figyelhető meg. A plazmodezmák struktúrája és funkciója egyedileg is függhet a saját- és a sejt anyagcseréjétől. A plazmodezmák nyaki részében megtalálható „méretkorlátozó” struktúra meghatározza a plazmodezmák áteresztőképességét, vagyis a sejtről-sejtre történő szállítás szabályozott.

Az asszimilátumok szállítása, a képződés és a felhasználás helye között, a rostacsőben tömegáramlással történik. A szállítás hajtóereje a koncentráció- és a turgorgradiens. A sejtmag- és vakuolom nélküli rostaelem működését a kísérősejtek biztosítják. Az asszimilátumok a levél-, illetve a floem-parenchima sejtekből, a plazmodezmákon át, a rostaelem kísérősejtjeibe vevődnek fel és akumulálódnak. A kísérősejtekben történik a floemspecifikus fehérjék képződése. A fehérjékhez kötött RNS-ek, szignál molekulák a rostacsőben szállítódnak. A növényekben, a plazmodezmákon át, így jut el az „üzenet” az érzékelés helyétől valamennyi ingert felvevő sejthez.

Bevezetés

A növényi sejtek közötti citoplazmatikus kapcsolatot 1879-ben TANGLE fedezte fel és 1901-ben STRASBURGER nevezte el plazmodezmának (ROBERTS és OPARKA 2003). E felfedezésnek az adott különleges jelentőséget, hogy addig valamennyi növényi sejtet, a sejtfalak miatt, önálló funkcionális egységnek tekintették. A plazmodezmák felismerése a növényi sejtek közötti kapcsolat létét bizonyította.

A plazmodezmák keletkezésük szerint kétfélek lehetnek: az elsődleges plazmodezmák a merisztematikus sejtek osztódása és differenciálódása során keletkeznek. Így egyik sejtéből a másikba átjut a plazmalemma, a sejt plazma és az endoplazmatikus retikulum. Másodlagos plazmodezmák azok, amelyek a már meglévő sejtfalakat törik át (EHLERS és KOLLMANN 2001, ROBERTS és OPARKA 2003). Az élő, működő sejtek plazmodezmás összekapcsolódása a gyökér merisztémáktól a hajtás csúcsokig, egy egységes rendszert hoz létre. Ezt az folyamatos összeköttetést MÜNCH (1930) szimplasztnak nevezte el. A növényekben tehát valamennyi sejt kapcsolatban lehet egymással. A plazmodezmák száma változó. Teljes hiányuk csak néhány speciális esetben figyelhető meg, mint pl. az érett sztóma zárósejtek és környezetük között, az epidermisz és az alatta lévő parenchima sejtek között, valamint a két generáció, az anyanövény és a növekvő magvak között.

A szimplasztról kialakított kép azonban az utóbbi években megváltozott. A szimplaszt ma már nem tekinthető a korlátozatlan szállítás útjának, mivel a legújabb kutatási eredmények azt mutatják, hogy a plazmodezma struktúrája és funkciója egyedileg is függhet a saját- és a sejt anyagcseréjétől (BLACKMAN és OVERALL 2001), tehát a sejtről-sejtre történő anyagszállítás is szabályozott.

A plazmodezmák struktúrája

Két alaptípust különböztetünk meg: az egyenes és az elágazó plazmodezmát. Az egyenes plazmodezmát az alacsonyabbrendű növényekben és a fiatal szövetekben találjuk meg. Képződésekor valamennyi plazmodezma egyszerű struktúrájú, az elágazódás csak az érés során, esetenként több plazmodezma fúziójából alakul ki. A plazmodezmák száma is jelentősen változik az adott szövetrészek funkciójától függően. Amíg a levél a gyors növekedés szakaszában van, addig a növekedéséhez felhasználja az érkező tápanyagokat, vagyis felhasználási helyként működik, kifejlődése után azonban, már csak mint termelő hely szerepel. Pl. egyszerű plazmodezmák vannak a dohány levélben, amikor az felhasználó levélként működik, a termelő levélben azonban többségében elágazó plazmodezmákat találtak (ITAYA et al. 1998).

A plazmodezmát membrán borítja, ami a két összekötött sejt plazmalemmájának a folytatása. A plazmodezmákon természetesen átnyúlik a protoplazma is. A középső részen találjuk a dezmotubulust, amit az átnyúló endoplazmatikus retikulum alkot. A szállítás egyik sejtől a másikba a citoplazmarétegben és a dezmotubuluson át is történhet. A plazmodezmák két vége elkeskenyedek, ezt nyaki régióknak nevezzük. Ez a nyaki régió fontos szerepet játszik az anyagok transzportjában. Itt a citoplazmaréteg keskenyebb és részben el is zárhatják globuláris fehérje alegységek, amelyek elrendeződése nyomán 3–4 nm-es mikrocatornák keletkeznek. A plazmodezma nyaki részén tehát egy „méretkorlátozó” struktúra (size exclusion limit, SEL) található. Ez a struktúra a különböző növényekben és azok különböző sejtjeiben nagyon eltérő lehet. Eredetileg azt feltételezték, hogy a SEL 1 kDa nagyságú molekulák áteresztésére képes, de ma már tudjuk, hogy plazmodezma nyaki részén átjutó molekula mérete 20–50 kDa-t is elérheti (BLACKMAN és OVERALL 2001, McLEAN et al. 1997, ROBERTS és OPARKA 2003). A SEL három különböző állapotban lehet: zárt, nyitott és tágult formában, ami együtt jár azzal, hogy áteresztőképessége jelentősen változhat.

A szállítás másik útja a dezmotubulus, ahol a szállítás többféleképpen is történhet: a molekulák a dezmotubulus lumenjében passzívan, ill. a dezmotubulus membrán belső, ill. külső felületén diffúzióval, vagy gyorsított diffúzióval mozoghatnak.

A plazmodezma SEL méretét a mozgó fehérje, kémiai anyagok és különböző stresszek is megváltoztathatják. Cukrok, metabolitok, ionok, aminosavak a plazmodezma citoplazma rétegében mozognak. A SEL értéke a fejlődési állapottól, a növényi szövetektől és szervtől függően is változik és a különböző szövetrétegek között is eltérő lehet, pl. ugyanaz az anyag nem jut át az uborka sziklevelel epidermiszéből a mezofillum sejtekbe, de a hipokotil epidermiszéből bejut a kéregrészbe (ITAYA et al. 2000).

Bizonyított, hogy a plazmodezmákban aktin és miozin is található. Egyesek feltételezték, hogy eloszlásuk kontrakciót és relaxációt idézhet elő, mások viszont arra gondoltak, hogy ezek a citoskeleton elemek magában a transzportban is részt vesznek.

Az endoplazmatikus retikulum szorosan kapcsolódik az aktin filamentumokhoz.

A mozgékony ER vándorolhat az aktin „kötegek” mellett, valószínűleg a miozin vagy más motorfehérjék felhasználásával. Ez az aktin/miozin-függő mozgás magyarázhatja a szállítás irányítottágát is (MCLEAN et al. 1997). A miozin VIII csak a növényi plazmodezmákban fordul elő, aktivitását a Ca szabályozza. Jelenleg 7 különböző változatát találták meg, C terminálisaik foszforilálódhatnak, 4 kalmodulin kötőhellyel rendelkeznek (DING et al. 1996, RADFORD és WHITE 1998, REICHEL et al. 1999).

A plazmodezma nyaki részében találtak egy kontraktilis fehérjét, a Ca-kötő centrint. A citoplazma Ca koncentrációjának növekedése a centrín foszforilációját csökkenti, ami a centrín filamentum gyors kontrakcióját eredményezi, aminek következtében a plazmodezma záródik. A reakció, a Ca koncentrációtól függő zárás-nyitás, másodperceken belül megtörténik (BLACKMAN et al. 1999).

A plazmodezmák nagy algasejteknek akkor is záródnak, ha két sejt között turgor-nyomás különbség van (OPARKA és PRIOR 1992). Búza esetében plazmodezmazáródást légzésgátló, vagy az anaerobiózis idézi elő. Borsó gyökérben az ozmotikus potenciál növekedése a szokásosan keskeny nyaki részt a pórus méretével azonosra tágítja. Ennek az lehet a következménye, hogy a turgorvesztés gyors anyagmozgást eredményez a szervek között. A kontraktilis állapot fenntartásához megfelelő ATP szint szükséges. A plazmodezmákban ATPáz aktivitást mértek, ami árpa gyökérsejteknek a plazmodezma nyaki részében koncentrálódott.

Kallózképződés

A kallózképződés, összehasonlítva az előzően ismertetett szabályozó mechanizmusokkal, viszonylag lassú folyamat. Ennek ellenére lényeges szerepet játszik a sejtek közötti anyagvándorlásban. A növény nyugalmi állapotában a kallóz elzárja a plazmodezmákat, amelyek a kallóz enzimatis lebontrása után, újra kinyílnak. A kallózképződést előidézhethet sebzés, az ozmotikus potenciál- és a hormonegyensúly változása is (BLACKMAN és OVERALL 2001, RADFORD et al. 1998, ROBERTS és OPARKA 2003). Úgy tűnik, hogy a kallózképződés általános a növényekben és általában a durvább behatások következménye. Az újabb eredmények azt igazolják, hogy specifikus stresszeknél is keletkezik, pl. előidézhethet a Ca koncentráció változása, az alumínium jelenléte (SIVAGURU et al. 2000). Kallóz szerepel a patogének szöveten belüli elterjedésének megakadályozásában is. A vírusok előidézte léziók körül is megjelenik, így megakadályozva a vírusok továbbterjedését.

Fehérjék és RNS-ek transzportja a plazmodezmákon keresztül

A 1990-es években ismerték fel, hogy a fehérjék és a ribonukleinsavak is szállítódnak a növényben (GHOSHROY et al. 1997). Először 1994-ben bizonyították, a zölden fluoreszkáló fehérjéről (GFP), hogy képes az egyik sejtrétegből a másikba vándorolni. Jelenleg teljesen egyértelműen bizonyított, hogy transzkripciós faktorok szállítódnak a plazmodezmákon át, a letekerődéshez feltehetően chaperon molekulákat, mozgásukhoz pedig receptorokat használva fel. A KNOTTED1 (KN1) ismert transzkripciós faktor, ami a merisztémákban a generatív és a vegetatív szervek képződését szabályozza, átjut a plazmodezmákon: 1. chaperon kötődik a KN1 fehérjéhez, majd kötődnek a plazmodezmán lévő receptorhoz. 2. konformációváltozás történik, a SEL-nél a molekulák kite-

kerednek és átjutnak a másik sejtbe (ITAYA et al. 1998, HAYWOOD et al. 2002, LUCAS 1999, ROBERTS és OPARKA 2003).

Mind a hajtás, mind a gyökér merisztémákban (osztódó szövetekben) az egyenes, nem elágazódó plazmodezmák vannak túlsúlyban, amelyeknek a SEL értéke elég magas. Ezért nem az a paradoxon, hogy a szállítódó transzkripciói faktorok, pl. az endodermisz kialakulását meghatározó faktor, vagy a merisztémáig nyúló floémből kilépő GFP, sejt-ről-sejtre képes vándorolni, hanem az, hogy nem szabálytalanul oszlik szét. Tehát kell lenniük olyan anyagspecifikus szabályozóknak, amelyek a vándorló anyagot nem engedik átlépni a következő sejtbe, annak ellenére, hogy a sejtek plazmodezmákkal össze vannak kötve.

Összefoglalva, a plazmodezmán át az alábbi szállítási lehetőségek vannak:

- a/ A szállítás a dezmotubuluson keresztül történik, ha a citoplazma gyűrűt kallóz, vagy ozmofil anyagok, vagy ismeretlen fehérjék zárják el.
- b/ A szállítás a dezmotubuluson és a citoplazma gyűrűn át történik. A plazmodezma nyaki részében a centrin relaxált állapotban van. Ebben az esetben a citoplazma gyűrűn csak kisebb molekulák jutnak át.
- c/ Nagyobb molekulák valamilyen szignál hatására történő konformáció-változás után jutnak át a citoplazmagyűrűn.
- d/ A citoplazma gyűrűt a kontrahálódott centrin zárja el (BLACKMAN és OVERALL 2001).

A plazmodezmák szerepe a szövetek közötti, nagy távolságra történő transzportban

Áttekintve az előzőekben elmondottakat, nézzük meg, hogy a plazmodezmák miképp játszanak szerepet a nagyobb távolságra, vagyis a szervszinten történő transzportban. A gyökér a vizet és a vízben oldott sókat a gyökérnyomás, illetve a transpiráció közreműködésével veszi fel. Az oldat először a sejtfalakba jut. Elvileg az apoplaszt rendszeren át is el kellene jutnia a hajtásba, azonban a gyökérben találunk egy, vagy két sejttréteget, amelyek sejtfa módosult. Az exodermiszt, endodermiszt alkotó sejtek falába hidrofób anyagok rakódnak be (PETERSON és ENSTONE 1996), megakadályozva a víz és az oldott anyagok szabad mozgását az apoplasztban. Az epidermiszbe, a kéregsejtekbe felvevődő anyag a szimplasztionon át jut a központi hengerben lévő szállító pályákba. Itt van a növényben az első ion(anyag)diszkrimináció lehetősége: az anyagok szállíthatnak közvetlenül a sztele parenchimatikus sejtjeibe, de felvevődhetnek minden egyes sejt vakuolumába is. A növénynek ez az egyik védekezési mechanizmusa a tápanyag hiány, és a kedvezőtlen hatású ionok (Na, esetleg nehézfémek) ellen. K-mal jól ellátott gyökérből a felvevődő K-nak közel 50%-a egy óra alatt a hajtásba jut, míg a K-hiányos gyökér esetén 3–4 órás lag periódus figyelhető meg a hajtásba történő szállításban.

Az exodermisz izomorf és bimorf (pl. hagyma gyökérben) állapotú is lehet (HOSE et al. 2001). Az utóbbi esetben kicsi, gömbölyű- és hosszúkás sejtek váltakoznak. Érdekes, hogy a hosszú sejteket az epidermisz felől nem, csak a kéreg felől kötik össze plazmodezmák. Összetételük: alifás- és aromás szuberin, szénhidrátok, néhány % fehérje és lignin. A hidrofób jelleget az alifás szuberin biztosítja, amit nagyobb mennyiségben az endodermiszben találunk. Az utóbbi évek kutatásai bizonyítják, hogy a gyökérben az exodermisznak és az endodermisznek, a felvett anyagoknak a szimplazmatikus útra való terelése mellett, más funkciói is vannak: a hagyma plazmadús, gömbölyű sejtjei túlélnek

a nagyobb szárazságot is, biztosítva az anyagszállítást a sztelebe. Az endodermisz pedig nem annyira a befelé, mint inkább a kifelé irányuló anyagleadást gátolja meg. Gyakran a gyökér a talajban az egész kéreg részét elveszíti, és csak az endodermisz marad meg.

Plazmodezmák szerepe az asszimilátumok transzlokációjában

A növény teljesen önellátó autotróf szervezet. A megkötött CO_2 -ból képződő szerves anyagoknak a képződés helyéről el kell szállítódniuk a felhasználás helyére. A szerves anyagokkal együtt a mobilizálódó, cirkuláló ionok is szállítódnak. Erre a feladatra a növényben egy egészen speciális szöveti szerkezet alakult ki, a floemelemek és a velük együttműködő kísérősejtek sora (ESAU 1969). Ez egy bizzarr kettős, mivel a zárvatermőknél a felépítésében erősen redukálódott, sejtmag nélküli floemelem kapcsolódik a működését biztosító kísérősejttel (SCHULZ 1998, VAN BEL 2003a). A floemelemben az érése során a sejtmag fokozatosan dezintegrálódik, a vakuolum membránja eltűnik, a riboszómák, a Golgi készülék, a mitokondriumok száma csökken. Végül megmarad a floemelemben a plazmamembrán, egy vékony citoplazma réteg, a megváltozott struktúrájú mitokondriumok, az endoplazmatikus retikulum és a floemspecifikus plasztiszok (EHLERS et al. 2000). A plasztiszok szerepe egyáltalán nem tisztázott. Sok kétszíkű floemelemben kizárólag keményítőt tartalmazó, S-típusúnak nevezett plasztisz van, viszonylag kevesebbszer fordul elő a P-típusúnak nevezett, fehérjét tartalmazó plasztisz. Ritkán egyszerre is előfordul mind a két típusú plasztisz a floemelemben. A floemban gyakran megtalálhatók a P-proteinnek nevezett plazmaszálak is (KNOBLAUCH és VAN BEL 1998).

A floemelemben a lyukacsos rostalemezek választják el egymástól. A rostalemezek pórusain keresztül a sejteket plazmodezmák kötik össze. A legtöbb vitát kiváltó kérdés, hogy ebben a struktúrában az 1–1,5 M koncentrációt is elérő anyag, milyen mechanizmussal mozog. MÜNCH (1930) turgorgradienst feltételezett, ami tömegáramlást hoz létre a floemban. Vitathatatlan, hogy cukorkoncentráció gradiens alakul ki a képződés- és a felhasználás helye között. A tömegáramlás lehetőségének óriási előnye, hogy a cukoroldattal együtt mindazok az anyagok vándorolnak, amelyek bejutottak a floembe. A transzportban a szaharózon kívül, galaktóz-oligoszaharidok, aminosavak, szerves savak, ionok vesznek részt jelentős mennyiségben. Kis mennyiségben eljutnak a sejtekhez a növekedési hormonok, szignálmolekulák, amelyek a növekedést és a differenciálódást szabályozzák, sőt bizonyítható az RNS transzport, vagyis nagy távolságból irányított gén expresszió (HAYWOOD et al. 2002).

A koncentrációadást, a képződés helyén a kísérősejtek működése hozza létre. Zárvatermőknél minden egyes rostaelemhez egy vagy több kísérősejt tartozik. A kísérő-sejtek plazmadúsak, nagy sejtmagjuk van, sok bennük a mitokondrium. A szállítás szempontjából a legfontosabb, hogy a rostaelemet és a kísérősejteket sok és speciális struktúrájú plazmodezma köti össze. Ezeket külön névvel pórusos-plazmodezma egységeknek nevezik. A kísérősejt felé vannak az elágazódások, ezek találkozásánál egy kiöblösödés (pórus), ami a rostaelem felé egy szélesebb szimplazmatikus csatornába folytatódva éri el a rostaelemet (VAN BEL és KEMPERS 1997). Ezeken a plazmodezmákon is átnyúlik az ER. A kísérősejtek mellett floem parenchimasejtek vannak. A levél parenchimasejtek és a kísérősejtek között a szimplazmatikus összeköttetés korlátozott, vagy teljesen hiány-

zik. Ennek, amint a későbbiekben látni fogjuk, nagy jelentősége van a növények leveleiben képződött asszimilátumok szállításában.

A szállítást a floemban az egyes floemelemeket összekötő plazmodezmák teszik lehetővé. Ezek átmérője a növény fajtól függően nagyon változatos, a legnagyobbakat a *Cucurbitaceae*-családban találjuk, ahol elérhetik a 14 μm átmérőt is. A tömegáramlás mégsem ragadja magával az organellumokat és a fehérjéket. Kimutatták, hogy kb. 7 nm hosszú makromolekulák „lehorgonyozzák” az ER-t, a mitokondriumokat, a plasztiszokat egymáshoz és a plazmalemmához (EHLERS et al. 2000).

A floemban legalább 150 féle fehérjét találtak, amelyek molekulatömege 20–60 kDa között változik. A legnagyobb részük oldható fehérje (SCHOBERT et al. 1998), amelyek kapcsolódhatnak a cukor anyagcseréhez, -transzporthoz, a víztranszporthoz és részt vesznek a szabadgyökök kiküszöbölésében.

A rostacsőben különböző külső hatások (turgorvesztés, mikroorganizmusok támadása, évszakok változása) a szállítás gátlását idézhetik elő. Ennek két módját ismerjük: a struktúrfehérjék leválhatnak a membránról és tömegáramlással sodródva elzárják a rostalemez pórusait (KNOBLAUCH és VAN BEL 1998), vagy a rostalemez pórusai körül található, felszaporodott mennyiségű kallóz zárja el a rostalemez pórusait és ezért szűnik meg a tömegáramlás a floemban (RADFORD et al. 1998). A kérdés csak az, hogy a kallóz szintézise ehhez elég gyors-e (VAN BEL 2003a)?

Az egyszikűekben (pl. pálmák, fűfélék) a floemspecifikus P-proteinek hiányzanak. Úgy tűnik, hogy a hiány és a pórusnagyság között összefüggés van: a fűféléknél nagyon kicsinyek a pórusok, így lehet, hogy a plasztiszok is képesek a pórus zárására. A pórusnagyság növekedésével az elzáródás lehetőségének a változatai is megszaporodnak. A kallóz képződése a legmegbízhatóbb rostaelem zárási mód.

A kíséresejt szerepe a rostacső életében

A rostaelem, amelyben nem találunk sejtmagot és csak kevés mitokondriumot, képes életben maradni több éven át, pálmák esetében akár 30 évig (RAVEN 1991). A floemban található 150–200 féle makromolekula tehát nem keletkezhet másutt, mint a kíséresejtekben, ahonnan szállítódniuk kell a rostaelembe. Sőt a floemspecifikus fehérjék gén-expressziója is a kíséresejtben történik (HAYASHI et al. 2000, RUIZ-MEDRANO et al. 2001). A plazmodezmáknak ezek szállításához megfelelő méretűeknek kell lenni. Ezért fel kell tételezni, hogy a SEL anyagspecifikus szabályozóinak a kíséresejtek plazmodezmájában állandóan jelen kell lenni (BALASHANDRAN et al. 1997, ISHIWATARI et al. 1998). A molekulák szállításának módja még vita tárgyát képezi.

A floemnek 3 lényeges, eltérő funkciójú része van: az asszimilátumot az érett levélben a vékony rostacsövek gyűjtik (*gyűjtő floem*), nagy távolságra a transzport a *transzport floem*en keresztül történik, végül a felhasználás helyén a *leadó floem*et találjuk. A kíséresejt és a floemelem térfogat aránya a floem funkciójától függően változik: a gyűjtő floemban jóval nagyobb a kíséresejt, a transzportáló floemban már nem mindig fedi a floemelemet a kíséresejt, a leadó floemban kicsi vagy nincs kíséresejt (PATRICK et al. 2001, VAN BEL 2003a).

A gyűjtő floemnél a kíséresejtek lényegesen különböznek egymástól, eltérő a struktúrájuk és a funkciójuk is. Más-más kíséresejtet találunk a növényfajok között, de néha még egy levélen belül is, a levél színén és fonákán. A kíséresejteknek három jellegzetes

típusát különböztetjük meg: az intermedier sejtet (IC), amelyben ismeretlen szerepű vezikulumok vannak, a szokványos- (SC), és a transzfer sejteket (TC), amelyeknél újszerűen benyomul a fal és ezért a transzfer sejtek felülete nagymértékben megnő. A három féle sejtípus különböző cukrok felvételére (átalakítására) képes. Az IC szaharózt és galaktozil-oligoszaharidokat, az SC szaharózt és cukoralkoholokat, a TC főként szaharózt szállít.

A háromféle kísérősejt lényegesen különbözik a plazmodezmák számában, amelyek összekötik a kísérősejteket a levél parenchimatikus (LP) sejtjeivel. A gyűjtő floém elemeknél az IC és az LP sejtek között a plazmodezma sűrűség $10\text{--}60\text{ }\mu\text{m}^{-2}$, az SC és az LP sejtek között $0,1\text{--}10\text{ }\mu\text{m}^{-2}$ és a TC és a floem parenchima sejtek között kevesebb mint $0,1\text{ }\mu\text{m}^{-2}$. A struktúra, úgy tűnik, meghatározza a szállítás módját is a kísérősejtől a rostaelembe. Az IC típusnál, ahol a legtöbb a plazmodezma a levélparenchima és a kísérősejt között, a szállítás szimplazmatikus, a cukorgradiens gyenge, és a szállított cukrok, a szaharóz mellett, főként galaktozil-oligoszaharidok. A raffinóz, sztachioz és a verbaszkóz a kísérősejtben keletkeznek. A molekulaméretük megnövekedése következtében visszafelé, a levélparenchima sejtek irányába, nem tudnak szállítódni, tehát a plazmodezmákon át a floemelembe jutnak (AYRE et al. 2003). Ezt a szállítási módot főként a primitívebb zárvatermőknél, a nyitvatermőknél és a páfrányoknál találták.

A TC típusnál a levélben szállított cukornak ki kell lépnie a parenchimatikus sejtekből és a felvétel a kísérősejtbe az apoplasztból történik, a cukorgradiens meredek és elsősorban szaharóz szállítódik. Az SC típusnál közbülső állapotot találunk, amennyiben a transzport lehet szimplazmatikus és apoplazmatikus is. Érdekes, hogy ezeknél a növényeknél a szaharóz mellett cukor-alkoholok is szállítódhatnak: mannitol és szorbitol. A két molekula cukor-alkoholt, az esszenciális mikroelem, a bór kapcsolja össze.

A szállítás apoplazmatikus vagy szimplazmatikus volta a PCMB (p-klór-merkuri-benzoát) SH-reagens alkalmazásával tanulmányozható. Amennyiben nincs gátló hatása, akkor a transzport a szimplasztban történik, mivel az anyagoknak nem kell kilépni a sejtekből. Gátlás esetén viszont, az apoplasztba kilépett molekulának ismét át kell jutnia a membránon és ez a folyamat gátlható.

A transzport floemnál sokkal kevesebb adatunk van a parenchimasejt, a kísérősejt és a floemelem kapcsolatáról. A kísérősejt nem teljesen fedi a floemelemet és a sejtek közötti összeköttetések száma is kisebb.

A leadódás helyén a floemelemek összeköttetése a parenchimatikus sejtekkel jelentősen különbözik a végső felhasználás helyétől függően. Az anyagleadás lehet szimplazmatikus és apoplazmatikus, ami meghatározza a tápanyagok mozgásának módját is. Pl. az anyanövény és a mag között a szállítás mindig apoplazmatikus, tehát a floemelemből történő kilépést és a mag sejtek plazmalemmáján át történő felvételt transzporterek szabályozzák.

A floem cukorkoncentrációjának a fenntartására vonatkozóan különböző teóriákat állítottak fel: az első elfogadott elképzelés volt, hogy a szaharóz proton-szimporttal a kísérősejtben akkumulálódik és a plazmodezmákon át bejut a floémába. Ennek ellene szól, hogy a transzport floém mellett nincs végig kísérősejt. Az érintkezési felület csak kb. 25% (VAN BEL 2003a). A második elképzelés szerint a floem saját maga szabályozza a cukor koncentrációját. Az ATP a kísérősejtben képződik és bejut a rostaelembe, ahol a rostaelem plazmalemmájának $\text{H}^+\text{ATPáz}$ -a biztosítja a protongradienst a szaharóz szimporthoz. Ezt az elképzelést támasztja alá, hogy a floemnedvben sok ATP-t találtak.

A rostacsőnek a fehérjeellátás mellett még állandó energiaellátásra is szüksége van. Bizonyították, hogy a cukor felvételt és -leadást gátolni lehet, ha a kísérősejtben gátolják a szaharóz bomlását és ez által az ATP képződést. A kísérősejtben szaharóz-szintáz mutattak ki, ami az UDP-glukóz képződéshez és a belőle felépülő kallóz szintézishez elengedhetetlen. A folyamathoz az intenzív légzésből nyert energia használdik fel (VAN BEL 2003a, VAN BEL és KNOBLAUCH 2000). Igazolható az is, hogy a floemfeltöltés közben az asszimilátumok egy része felhasználódik.

A floemelem lényeges eleme a plazmalemma, mivel a tömegáramlás fenntartása végett létre kell jönnie a szabályozott ozmotikus potenciálnak. Szubsztrát szállítóknak, ion-pumpáknak és -csatornáknak és vízcsatornáknak kell működniük a membránban. Számos floemspecifikus fehérjét, így a proton-pumpát, szaharóz-, mannitol-karriert, kálium-, kalcium- és vízcsatornát azonosítottak. A nagyon jelentős ozmotikus gradiens miatt a vízáramlásnak nagy permeabilitási konstanssal kell rendelkeznie, amit a megfelelő számú aquaporin biztosíthat. Igazolták is a vékony erek mentén az aquaporinok meglétét. A transzport- és a leadó floémában is megtalálták a különböző szaharóz kARRIEREket (WEISE et al. 2000), a H⁺ATPázok izoformáit, a kálium- és a kalcium csatornákat.

A floemtranszport hajtóereje a képződés és a felhasználás helye között

MÜNCH hipotézisének alapja a turgorgradiens. Ennek a modellnek legjobban az apoplastból történő feltöltés felel meg, mivel az ozmotikumok a kísérősejtben és a floémában gradienssel szemben vevődnek fel, tehát koncentrálnak, ami maga után vonja a víz felvételét is. A másik két feltöltődési lehetőség, a szimplazmatikus utak az IC és az SC kísérősejtek közreműködésével, már kevésbé felelnek meg a tömegáramlás MÜNCH-féle modelljének. A szimplazmatikus mozgásnál a cukorgradiens hatástalanabb, tehát kisebb a vízfelvétel és a kialakuló nyomás is. A cukrok a mezofillum sejtekben képződnek és a felvett víz velük együtt vándorol a plazmodezmákon át. E miatt ezek a növények sokkal érzékenyebbek lesznek a vízhiányra. Lehet, hogy ez az oka annak, hogy a trópusi növények többsége ebbe a típusba tartozik (VAN BEL 2003a).

A transzport floem MÜNCH-féle hipotézise feltételezi, hogy a rostacső teljesen zárt. Ez az elképzelés azonban nem tartható: szállítás közben állandóan anyagleadás és -felvétel is történik (VAN BEL 1993). Bab esetében cm-ként az asszimilátumok 6%-a leadódik, amelynek kb 2/3-a újra felvevődik (VAN BEL 2003b). Ennek kettős szerepnek szigorúan szabályozottan, kiegyensúlyozottan kell történnie. A leadás/felvétel azt is jelenti, hogy a nyomás is csökken és újra felépül. A leadást/felvételt szállítók szabályozzák. A szállítók energiáját a proton-mozgató erő szolgáltatja. Ha az energiaszolgáltatás a felhasználás helye irányában fokozatosan csökken, akkor a leadás/felvétel egyensúlya a leadás felé tolódik el és a turgor is csökkenni fog.

A floemtranszport mozgató erejéhez tartozik az asszimilátumok kilépése a floemból, ami turgor csökkenéssel jár és létrehozza, illetve szabályozza a turgorgradiens meredekségét. A folyamat lehet szimplazmatikus, de apoplastikus is, pl. a két generáció határán, az anyanövény és a növekvő magvak között. Az apoplast ozmotikumai vizet vonnak el a floemból, így egy lokális turgoreszkkenést eredményezve, a turgorgradiens meredekségét növelik. A víz egy része elhasználdhat a sejtek növekedéséhez a felhasználás helyénél (ACHE et al. 2001, LALONDE et al. 2003, PATRICK et al. 2001).

Összegezve a fent leírtakat, megállapíthatjuk, hogy a plazmodezmák a növények éle-

tében meghatározó szerepet játszanak. A sejtek között megteremtik az anyagkicserélődés lehetőségét, de meg is akadályozhatják azt. A plazmodezmák nyaki részében megtalálható „méretkorlátozó” struktúra, amelynek változása az anyagcserétől függ, meghatározza a plazmodezmák áteresztőképességét.

Az asszimilátumok szállítása, a képződés- és a felhasználás helye között, a rostacsőben tömegáramlással történik. A szállítás hajtóereje a koncentráció- és turgorgradiens. A sejtnag- és vakuolum nélküli rostaelem működését a kísérősejtek biztosítják. Az asszimilátumok a levél- illetve a floem-parenchima sejtekből, a plazmodezmákon át, a rostaelem kísérősejtjeibe vevődnek fel és akumulálódnak. A kísérősejtekben történik a floemspecifikus fehérjék képződése. A fehérjékhez kötött RNS-ek, szignál molekulák a rostacsőben szállítódnak. A növényekben az „üzenet” így jut el az érzékelés helyétől valamennyi inger felvevő sejtéhez a plazmodezmákon át.

IRODALOM – REFERENCES

- ACHE P., BECKER D., DEEKEN R., DREYER I., WEBER H., FROMM J., HEDRICH R. 2001: VFK1, a *Vicia faba* K⁺ channel involved in phloem unloading. *Plant J.* 27:571–580.
- AYRE B. G., KELLER F., TURGEON R. 2003: Symplasmic continuity between companion cells and the translocation stream: long-distance transport is controlled by retention and retrieval mechanisms in the phloem. *Plant Physiol.* 131: 1518–1528.
- BALACHANDRAN S., XIANG Y., SCHOBERT C., THOMPSON G. A., LUCAS W. J. 1997: Phloem sap proteins from *Cucurbita maxima* have the capacity to traffic cell to cell through plasmodesmata. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94: 14150–14155.
- BLACKMAN L. M., HARPER J. D. I., OVERALL R. L. 1999: Localisation of a centrin-like protein to higher plant plasmodesmata. *European J. Cell Biol.* 78: 297–304.
- BLACKMAN L. M., OVERALL R. L. 2001: Structure and function of plasmodesmata. *Austr. J. Plant Physiol.* 28: 709–727.
- DING B., KWON M-O., WARNBERG L. 1996: Evidence that actin filaments are involved in controlling the permeability of plasmodesmata in tobacco mesophyll. *Plant J.* 10: 157–167.
- EHLERS K., KNOBLAUCH M., VAN BEL A. J. E. 2000: Ultra structural features of well-preserved and injured sieve elements: minute clamps keep the phloem transport conduit free for mass flow. *Protoplasma* 214: 80–92.
- EHLERS K., KOLLMANN R. 2001: Primary and secondary plasmodesmata structure, origin and functioning. *Protoplasma* 216: 1–30.
- ESAU K. 1969: The phloem. *Encyclopedie of Plant Anatomy*. Vol. 5. Borntrager, Berlin, Germany.
- GHOSHROY S., LARTEY R., SHENG J., CITOVSKY V. 1997: Transport of proteins and nucleic acids through plasmodesmata. *Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.* 48: 27–50.
- HAYASHI H., FUKUDA A., SUZUI N., FUJIMAKI S. 2000: Proteins in the sieve tube-companion cell complexes: their detection, localisation and possible function. *Austr. J. Plant Physiol.* 27: 489–496.
- HAYWOOD V., KRAGLER F., LUCAS W. J. 2002: Plasmodesmata: pathways for protein and ribonucleoprotein signaling. *Plant Cell* 14: S303–S325.
- HOSE E., CLARKSON D.T., STEUDLE E., SCHREIBER L., HARTUNG W. 2001: The exodermis: a variable apoplastic barrier. *J. Experimental Bot.* 52: 2245–2264.
- ISHIWATARI Y., FUJIWARA T., MCFARLAND K. C., NEMOTO K., HAYASHI H., CHINO M., LUCAS W. J. 1998: Rice phloem thioredoxin *h* has the capacity to mediate its own cell-to-cell transport through plasmodesmata. *Planta* 205: 12–22.
- ITAYA A., LIANG G., WOO Y-M., NELSON R. S., DING B. 2000: Non specific intercellular protein trafficking probed by green-fluorescent protein in plants. *Protoplasma* 213: 165–175.
- ITAYA A., WOO Y-M., MASUTA CH., BAO Y., NELSON R. S., DING B. 1998: Developmental regulation of intercellular protein trafficking through plasmodesmata in tobacco leaf epidermis. *Plant Physiol.* 118: 373–385.

- KNOBLAUCH M., VAN BEL A. J. E. 1998: Sieve tubes in action. *Plant Cell* 10: 35–50.
- LALONDE S., TEGEDER M., THRONE-HOLST M., FROMMER W. B., PATRICK J. W. 2003: Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant, Cell Environ.* 26: 37–56.
- LUCAS W. J. 1999: Plasmodesmata and the cell-to-cell transport of proteins and nucleo-protein complexes. *J. Experimental Bot.* 50: 979–987.
- MCLEAN B. G., HEMPEL F. D., ZAMBRYSKI P. C. 1997: Plant intercellular communication via plasmodesmata. *Plant Cell* 9: 1043–1054.
- MÜNCH E. 1930: Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Gustav Fischer, Jena, Germany.
- OPARKA K. J., PRIOR D. A. M. 1992: Direct evidence for pressure-generated closure of plasmodesmata. *Plant J.* 2: 741–750.
- PATRICK J. W., ZHANG W., TYERMAN S. D., OFFLER CH. E., WALKER N. A. 2001: Role of membrane transport in phloem translocation of assimilates and water. *Austr. J. Plant Physiol.* 28: 695–707.
- PETERSON C.A., ENSTONE D. E. 1996: Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. *Physiol. Plant.* 97: 592–598.
- RADFORD J. E., VESK M., OVERALL R. L. 1998: Callose deposition at plasmodesmata. *Protoplasma* 201: 30–37.
- RADFORD J. E., WHITE R. G. 1998: Localisation of a myosin-like protein to plasmodesmata. *Plant J.* 14: 743–750.
- RAVEN J. A. 1991: Long-term functioning of enucleate sieve elements: possible mechanisms of damage repair. *Plant, Cell Environ.* 14: 139–146.
- REICHELT S., KNIGHT A. E., HODGE T. P., BALUSKA F., SAMAJ J., VOLKMANN D., KENDRICK-JONES J. 1999: Characterisation of the unconventional myosin VIII in plant cells and its localisation at the post-cytokinetic cell wall. *Plant J.* 19: 555–567.
- ROBERTS A. G., OPARKA K.J. 2003: Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plant, Cell Environ.* 26: 103–124.
- RUIZ-MEDRANO R., XOCONOSTLE-CAZARES B., LUCAS W. J. 2001: The phloem as a conduit for inter-organ communication. *Current Opinion in Plant Biol.* 4: 202–209.
- SCHOBERT C., BAKER L., SZEDERKÉNYI J., GROSSMAN P., KOMOR E., HAYASHI H., CHINO M., LUCAS W. J. 1998: Identification of immunologically related proteins in sieve-tube exudate collected from monocotyledonous and dicotyledonous plants. *Planta* 206: 245–252.
- SCHULZ A. 1998: Phloem. Structure related to function. *Progress in Botany* 59: 429–475.
- SIVAGURU M., FUJIWARA T., SAMAJ J., BALUSKA F., YANG Z., OSAWA H., MAEDA T., MORI T., VOLKMANN D., MATSUMOTO H., 2000: Aluminium-induced 3- β -D-glucan inhibits cell-to-cell trafficking of molecules through plasmodesmata. A new mechanism of aluminium toxicity in plants. *Plant, Physiol.* 124: 991–1005.
- VAN BEL A. J. E. 1993: The transport phloem. Specifics of its functioning. *Prog. Bot.* 54: 134–150.
- VAN BEL A. J. E. 2003a: The phloem, a miracle of ingenuity. *Plant Cell Environ.* 26: 125–149.
- VAN BEL A. J. E. 2003b: Transport phloem: low profile, high impact. *Plant Physiol.* 131: 1509–1510.
- VAN BEL A. J. E., KEMPERS R. 1997: The pore/plasmodesm unit: key element in the interplay between sieve element and companion cell. *Prog. Bot.* 58: 278–291.
- VAN BEL A. J. E., KNOBLAUCH M. 2000: Sieve element and companion cell: the story of the comatose patient and the hyperactive nurse. *Austr. J. Plant Physiol.* 27: 477–487.
- WEISE A., BARKER L., KÜHN C., LALONDE S., BUSCHMANN H., FROMMER W. B., WARD J. M. 2000: A new sub-family of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localised in enucleate sieve elements of plants. *Plant Cell* 12: 1345–1355.

THE PLASMODESMATA

E. Cseh

Department of Plant Physiology, Eötvös University,
Budapest, Pázmány P. lane 1/C, H-1445, Hungary

Keywords: plasmodesmata, companion cell, sieve tube, sieve elements

Symplastic communication assures the connection between the cells and organs in plants. Plasmodesmal frequencies among cells have been used to characterise symplastic transport pathways. As a higher plants develops its symplastic continuity changes. Primary plasmodesmata undergo structural modification resulting highly branched secondary plasmodesmata. During plant differentiation certain groups of cells become isolated, e. g. the mature epidermis and guard cells from neighbouring cells. The symplastic trafficking and the isolation of the cells regulate molecular transport in plants.

The connection between adjacent cells is determined by size-exclusion limit (SEL) in the necks of plasmodesmata. These highly dynamic structures allow molecular movement between 1 to 50 kDa, therefore not only ions, sugars, amino acids can permeate through plasmodesmata but proteins, nucleic acids and different signal molecules, too.

The long-distance transport of photoassimilates occurs from the autotrophic towards the heterotrophic parts of higher plants in the phloem. The sieve elements (SE), the moduls of phloem, have a peculiar structure, they have no nucleus and vacuole, therefore can live only in a complex form with the companion cells (CC). Plasmodesmata between SE and CC have special symplasmic connection, termed pore-plasmodesm units.

Sieve tubes have 3 different parts: collection phloem, transport phloem and release phloem. In the collection phloem the companion cells take up, synthesise and accumulate mainly carbohydrates: disaccharides, galactose oligosaccharides, sugar alcohols. At long-distance transport in the sieve tubes, besides carbohydrates, proteins, mRNAs, RNA-protein complexes can also move. Sieve tubes can perceive and translocate signals.

Companion cells which can synthesise the phloem specific proteins and nucleic acids have three classes: intermediary cells, transfer cells and ordinary, smooth-walled companion cells. They have different number of plasmodesmata, symplasmic and apoplasmic connection with leaf parenchyma cells. The cell surface and the solute- and water accumulation is largest by transfer cells.

The driving force for long distance transport between source and sink tissues along the sieve tubes is a turgor gradient, solutes move together with water by mass flow.

ÓLOM- ÉS KADMIUMSTRESSZ NÖVÉNYEKBEN

FODOR FERENC

ELTE Növényélettani Tanszék, 1518, Budapest, Pf. 120.

Elfogadva: 2003. október 31.

Kulcsszavak: ólom, kadmium, akkumuláció, fotoszintézis, ion-kompetíció, stressz

Összefoglalás: A kadmium és az ólom két fő szennyező nehézfém, melyek még mindig elterjedtek a környezetben az ipari tevékenység következtében. Mint stresszorok csökkenthetik a növényi produktíót, de beépülve és felhalmozódva növényi szövetekben bekerülhetnek az állati és emberi táplálékba is. Mérgező hatásuk és felhalmozódásuk a növényekben számos tényező függvénye, mint például a talaj tulajdonságai, a koncentráció, a szennyezés időtartama, komplexképző anyagok jelenléte a rizoszférában, a növényfaj, stb. E cikk a Cd és Pb toxikus hatásainak kutatása terén az elmúlt évtizedben elért eredményeket foglalja össze, részben az előbbi tényezők vonatkozásában, a felvétel és akkumuláció, valamint a növekedésre, a fotoszintézisre, a vízháztartásra, az ionfelvételre és a membránstruktúrákra gyakorolt hatások témakörében.

Bevezetés

Az Pb és a Cd a két leggyakoribb toxikus nehézfém a természetben. Elterjedésük nagyrészt az ipari tevékenységnek köszönhető, de a Cd természetes úton vulkáni működés során is a természetbe juthat. Káros hatásuk összetett, mert egyrészt mint stresszorok csökkentik a növényi produktíót, természetesöket okozhatnak, másrészt a növényi szövetekben felhalmozódva, az állati és emberi táplálékba is bekerülhetnek.

A nehézfémek felvehetősége és mérgező hatása számos tényező függvénye. Ezek között említhető a talaj minősége, összetétele, pH-ja, a nehézfém kémiai formája, komplexképzők jelenléte, a gyökér által leadott anyagok, a növényfaj és végül, de nem utolsósorban a nehézfém koncentrációja és a szennyezés időtartama. SANITÁ DI TOPPI és GABRIELLI (1999) felmérést végeztek, amely 85 különböző cikkben publikált 164 kísérlet alapján vetette össze a Cd kezelési időt és a koncentrációt. Az átlagos Cd kezelési koncentráció 223 μM volt, míg az átlagos kezelési idő 5 nap. Ennek alapján megállapították, hogy a környezetben is előforduló Cd-koncentrációk (0,3–1 μM) hatását tekintve nem áll sok információ a rendelkezésünkre. Az alkalmazott magas koncentráció hasznos lehet egy adott tanulmányozandó stresszválasz előhívásában (pl. fitokelatin szintézis), és így értékes adatokkal szolgálhatnak az ilyen kísérletek is, de a növényeknek a természetes környezetben mutatott fiziológiai viselkedéséhez nem visznek közelebb. Célszerűbb lenne, ha hosszú távú vizsgálatokban a környezetihez közeli koncentrációkat alkalmaznának a kutatók.

Az Pb és Cd növényekre gyakorolt hatásait számos összefoglaló cikkben publikálták már (FOY et al. 1978, KOEPPE 1981, KAHLE 1993, WOŹNY és mtsai 1990, MCLAUGHLIN és SINGH 1999 SANITÁ DI TOPPI és GABRIELLI 1999). Ebben a cikkben főként az elmúlt

évtized szakirodalmának bemutatását tűztük ki célul a felvétel és akkumuláció, valamint a növekedésre, a fotoszintézisre, a vízháztartásra, az ionfelvétellel és a membránstruktúrákra gyakorolt hatások terén.

Felvétel és akkumuláció

A nehézfémek növényi szövetekbe történő berakódásának két módja van: az atmoszférikus berakódás a levegőből leülepedő porból, illetve a felvétel a talajból. Az ipari területek és a nagy forgalmú utak mentén a levelekre rakódó fémek felvevődhetnek a kutikulán és az epidermiszen keresztül, mikor a harmat vagy a csapadék vizében feloldódnak (MARSCHNER 1995). Az első környezeti vizsgálatokban a levelekben mért nehézfém-tartalmat alapvetően a levegőből származónak gondolták (pl. LITTLE és MARTIN 1972, LITTLE 1973) és ebből következően a gyökéren keresztül történő felvételt és a transzlokációt alulbecsülték. Mások viszont úgy gondolták, hogy a nehézfémeket a növények főként a gyökéren keresztül veszik fel, és a levelek által felvett mennyiség elhanyagolható. Az elmúlt években azonban bizonyították, hogy a leveleken keresztül is számottevő mennyiségű nehézfém kerülhet a növényekbe.

Az excizált, zöldülő árpa levelekben, melyeket Pb tartalmú oldatban inkubáltak, a mezofillum intercellulárisaiban Pb berakódást találtak a sztómazárósejtekben és a sztómákat borító kutikulában (WOŹNY et al. 1995). Cd tartalmú oldatba merített borsólevelekben a Cd felvevődik és transzlokálódik az oldatba merülő részből a levélnyelbe és pálhalevélbe. A leveleken keresztül történő felvétel a kutikula áteresztőképességétől függ, amely cukornádnál a magas belső Cd tartalom hatására nő, melynek hatására nő a levél Cd felvétele. A folyamatban a sztómák nem vesznek részt közvetlenül, hanem a felvétel az valószínűleg plazmát nem tartalmazó csatornácskákon keresztül történik, amelyek az epidermisz sejtfal és a kutikuláris membrán határán találhatók a zárósejtek és kisérősejtek között (GREGER et al. 1993).

Nemrégiben stabil izotópok alkalmazásával tanulmányozták a környezetazonos koncentrációban alkalmazott nyomelemek (nehézfémek) transzlokációját jegenyefenyő lombzatában. Szimulált esőt alkalmaztak egyes szegmenseken és azt találták, hogy az ólom 99%-a abban a szegmensben maradt, ahol alkalmazták, habár transzlokációja a hajtáscsúcs felé szintén kimutatható volt. A transzlokáció jelentősen megnőtt, ha az eső pH-ját 6,0-ról 4,0-re csökkentették. Ennek ellenére az ólom koncentráció növekedése az alkalmazási zónától távolodva minden növényi részben nagyon kicsi volt, ami arra utal, hogy a lombzaton keresztül történő felvétel nem a fő módja az ólom akkumulációjának jegenyefenyőben (WATMOUGH et al. 1999).

A fenti adatokkal szemben a legtöbb mérés azt támasztja alá, hogy a nehézfémeket a növények, főként a talajoldatból veszik fel és ezért az elsődleges akkumuláló szerv a gyökér (HERNÁNDEZ et al. 1998, SIMON 1998, JIANG et al. 2000, ZHANG et al. 2000, FARGAŠOVÁ 2001, PIECHALAK et al. 2002).

A vízinövények közül a békalencsében (*Lemna minor*) a legnagyobb mértékű Pb felvételt a gyökér alapi részén lokalizálták. Az ólomberakódást elsősorban a plazmalemma melletti sejtfalrészeken és több endomembrán kompartment lumenében találtak: az endoplazmatikus retikulumban, a diktioszóma vezikulumokban, a sejtmag borítómemb-

ránjában és a vakuolumban. Az ólom megváltoztatta a sejt ultrastruktúrát: megnőtt a membránstruktúrák száma, megduzzadtak az ER ciszternák és torzultak a Golgi ciszternák (KOCJAN et al. 1996).

A szárazföldi növényekben a legtöbb Pb a gyökérszőrös zónában lép be a gyökérbe és az endodermisznél akkumulálódik, ami akadályozza az ólom radiális mozgását. Megállapították, hogy a másodlagos növekedés és az oldalgyökek képződési zónájában az ólom beléphet a központi hengerbe (KSIAZEK és WOŹNY 1990). Kukorica csíranövényekben a legnagyobb Pb akkumulációt a gyökércsúcs merisztémában találták, a szimplasztban és az apoplasztban egyaránt (EUN és mtsai 2000). A növények által felvett Cd ionok szintén felhalmozódnak a gyökérben és a látszólagos szabadhelyen kötődnek meg (CIESLINSKI et al. 1996, SIMON 1998). Szójában a felvett Cd 70–80%-a már 24 órán belül a gyökér, szár és levélszövet sejtjeiben mutatható ki (KEVREŠAN et al. 2003). Bab növényekben a Cd akkumulációját a vakuolumban is kimutatták (VELAZQUEZ et al. 1992).

A felhalmozódott nehézfémek nagyobb része a gyökérben marad. 16 búza genotípusban vizsgálva a Cd koncentrációja átlagosan 10-szer nagyobb volt a gyökérben, mint a hajtásban, és a gyökér az összes felvett Cd 78%-át tartotta vissza (ZHANG et al. 2000). Napraforgó növényekben mind az ólom (KASTORI et al. 1998), mind a Cd (SIMON 1998) inkább a gyökérben halmozódott fel, mint a szárban és a levelekben, habár koncentrációjuk a kontrollhoz képest a hajtásban is nőtt. Nádban (*Phragmites australis*) és széleslevelű gyékényben (*Typha latifolia*) a felvett Cd nagyobb része szintén a gyökérben maradt, emellett a gyékény a hajtásában több kadmiumot akkumulált, mint a nád (FEDIUC és ERDEI, 2002). A nehézfémek transzportálódnak a hajtásba, de az allokáció mértéke a növényfajtól, genotípustól és a kísérleti körülményektől függően változik. Kukoricában az ólom kisebb mértékben transzlokálódott a gyökérből a hajtásba, mint a Cd (VOJTECHOVÁ és LEBLOVÁ 1991). Jelentős Pb koncentrációt mutattak ki a xilém nedvben (ZÁRAY et al. 1997), ami arra enged következtetni, hogy hajtásban történő akkumulációját a transpiráció elősegíti. A Cd-ról is megállapították, hogy transzlokációját a hajtásba a transpiráció stimulálja (SALT et al. 1995).

Lényeges különbségek lehetnek a nehézfémek megoszlásában a hajtásrészek között. Nagy csalánban (*Urtica dioica*) és uborkában (*Cucumis sativus*) az ólom koncentrációja egyaránt csökken a hajtáscsúcs felé (FODOR et al. 1996, 1998). Az ólom megoszlása a hajtás szövetei között azonban eltérő volt. Nagy csalánban az ólom koncentrációja az internódiumlevélnyéllevéllemez, míg az uborkában a levélnyélinternódiumlevéllemez sorrendben csökkent. Ugyanakkor uborkában a hajtás középső részét tekintve, ahol a legnagyobb, teljesen kifejlődött levelek nőttek, a levéllemezekben volt nagyobb az ólom koncentrációja. Cd estében hasonló megoszlásról számoltak be uborkában (MORENO-CASELLES et al. 2000). Miután az uborka leveleinek nagyobb a felülete és a nagy csalánhoz képest nagyobb gyökérnyomással rendelkezik, azt a következtetést vonhatjuk le, hogy az akkumuláció a növények retenciós kapacitásától és a transzport karakterisztikájától függ.

LEITA et al. (1996) a gyökek és levelek intercellulárisaiban felhalmozódott kadmiumformákat vizsgálták. Megállapították, hogy jelentős mennyiségű kadmium kötődik a sejtfalakhoz a xilémbe és a vízzoldható Cd főként ionos formában van jelen. Feltételezték, hogy a felvétel és a transzlokáció szintén ebben a formában történik. A sejtfal kötőhelyeinek növekvő telítődése a Cd koncentráció növekedéséhez vezet a levelekben

(SALT et al. 1995). Figyelembe véve azonban, hogy a nehézfémek, szabad ionos formája könnyen komplexet képez ionos ligandumokkal, mint a citrát vagy malát, amelyek szintén jelen vannak a xilém nedvben, valószínűnek tűnik, hogy a fémionoknak legalább egy része komplexált állapotban transzlokálódik. Citromsavval előkezelt paradicsomnövényekben (*Lycopersicon esculentum*) a gyökér Cd felvétele kétszeresére, a gyökérből a hajtásba irányuló szállítás 5-6-szorosára és a xilém nedv Cd koncentrációja 6-8-szorosára nőtt a kontrollhoz képest (SENDEN et al. 1995). Eszerint a citrát komplexálja a kadmiumot a xilém nedvben.

A mesterséges komplexképzőkkel végzett kísérletek alátámasztják azt az elképzelést, hogy a komplexálás befolyásolja a nehézfémek felvételét, transzportját és akkumulációját a magasabb rendű növényekben. Békalencsefélékben az EDTA hatására a Fe(III)-at is tartalmazó tápoldatból megnőtt a Cd akkumulációja. A Fe(III) redukcióját, illetve felvételét követően az EDTA a kadmiummal képez komplexet és ez csökkenti a Cd akkumulációját (SRIVASTAVA és APPENROTH 1995). *Brassica juncea* hajtásában az ólom koncentrációja a tápoldathoz mérten 75-szörösére növekedett, mikor az ólom mellett EDTA-val is ellátták a növényeket (VASSIL et al. 1998). *Pinus radiata* növényekben az ólom, szerves formában, alapvetően a gyökérben halmozódott fel, Pb-H-EDTA vagy Pb-EDTA komplex formában azonban elsősorban a tülevelekbe szállított (JARVIS és LEUNG, 2002). Ultrastrukturális vizsgálatok során megállapították, hogy a gyökérben a szerves Pb kizárólag a sejtfalakban halmozódott fel, míg a tülevelekben a komplexképzők hatására a sejtfalak mellett és az intercellulárisokban akkumulálódott.

Összehasonlítva 11 fajt, illetve fajtát, mind tápoldaton, mind Pb-szennyezett talajon nevelve a növényeket, a legnagyobb Pb koncentrációt a kukorica hajtásában mérték. Az ólomszennyezett talajhoz EDTA-t adva 10,6 mg/g Pb koncentrációt mértek a hajtásban, ami az irodalomban publikált legmagasabb érték (HUANG és CUNNINGHAM 1996).

A hajtásban mérhető jelentékeny Pb akkumuláció ellenére a gyümölcsben és termésben csak kismértékű a szennyeződés (AARKROG és LIPPERT 1971, BAUMHARDT és WELCH 1972). Ezzel ellentétben a Cd az uborka termésébe szállítódik (MORENO-CASELLES et al. 2000) és az eper (*Fragaria ananassa*) gyümölcsében és levelében mérhető Cd koncentráció is korrelációban van egymással (CIESLINSKI et al. 1996).

Növekedésgátlás

A nehézfémek fiziológiai hatása akkumulációjukkal szorosan összefügg. E tekintetben az első szerv, amelyre hatnak a gyökér. Az indiai mustárban 10 μM Pb hatástalan (TITOV et al. 1996, OBROUCHEVA et al. 1998) és még millimolos koncentrációban is alig gátolja a gyökér és a hajtás növekedését (JIANG et al. 2000). Ebben a növényben az ólom nagyrészt a gyökérben marad és a hajtás Pb koncentrációja mindössze háromszorosa a kontrollban mérhető nyomnyi szennyeződésnek. 20 napig 1 μM Pb mellett nevelt rizs gyökér és hajtás hossza és tömege is csupán 40, illetve 30%-kal csökkent a kontrollhoz képest (VERMA és DUBEY, 2003). Uborkával hasonló eredményekre jutottak. 10 μM koncentrációban az ólom nem gátolja jelentősen a hajtás növekedését és látható morfológiai elváltozásokat sem okoz (CSEH et al. 2000). Ennek oka az, hogy az ólom a gyökér apoplasztban kötődik meg, és ezért transzlokációja gátolt (GODBOLD és KETTNER 1991, BRECKLE és KAHLE 1992).

A Cd gátolja a gyökérnövekedést és csökkenti a kukorica, rozs és a búza gyökér és

hajtás friss tömegét és a víztartalmát. A legérzékenyebb a kukorica volt, annak ellenére, hogy ebben a növényben kisebb volt a Cd akkumulációja (WÓJCIK és TUKENDORF 1999). A gyökér és hajtásnövekedést a Cd az ólomnál sokkal jobban gátolja (TITOV et al. 1996), a nehézfémek hatása azonban függ a növények K ellátottságától. A káliummal ellátott növényekben a Cd és a Pb által okozott növekedésgátlás nagyobb mértékű volt, mint a káliumhiányos (alacsony K koncentráción nevelt) növényekben (TRIVEDI és ERDEI 1992). Összehasonlítva néhány nehézfém (Cd, Pb, Cu, Ni) hatását, a legnagyobb mértékű növekedésgátlást a Cd okozta (BURZYNSKI és BUCZEK 1994).

Eper csíranövényekben a Cd koncentráció növelésével a levelek friss tömege jobban csökkent, mint a gyökéré (CIESLINSKI et al. 1996). Ezzel szemben *Sesamum indicum*ban a gyökér friss tömeg növekedése gátlódott jobban (SINGH et al. 1997). A kadmiummal kezelt növények gyökerének hossznövekedése is gátolt, melyet a gátolt mitózis, a sejtfal-összetevők csökkent szintézise, károsodott Golgi-apparátus, vagy a gyökérsüvegben megváltozott poliszacharid anyagszere (PUNZ és SIEGHARDT 1993), illetve a gyökérsejtek megnyúlásának gátlódása okozhat (ERNST et al. 1992). Kukoricában az ólom a gyökérnövekedés gyors gátlását okozza, valószínűleg a gyökércsúcsban a sejtosztódás gátlásán keresztül. Koncentrációtól függő mértékben megváltoztatja a mikrotubulusok elrendeződését, csökkenti a mitotikus indexet és az osztódó sejtek számát a gyökér apikális merisztémájában (WOŹNY és JERCZYŃSKA 1991, EUN ET AL. 2000).

Az ólom és kadmium (10 μM) által okozott növekedésgátlás a Fe-kelátok jelenlététől is függ (FODOR et al. 1996). Fe-EDTA mellett az ólom nem gátol, hanem a gyökér növekedését még kis mértékben stimulálja is. Fe-citrát mellett mindkét nehézfém növekedésgátlást okoz. Mikor a vasat FeCl_3 formában adagolták az ólom által okozott növekedésgátlás 20%-os volt (CSEH et al. 2000).

Fotoszintézis

A növekedés gátlását a vonatkozó irodalomban sokféle módon magyarázzák. Az egyik leggyakoribb magyarázat és egyben talán a legszélesebb körben tanulmányozott kérdés a nehézfémek direkt vagy indirekt hatása a fotoszintézisre, mint a növények primer energiaszolgáltató folyamatára (KRUPA és BASZYNSKI 1995). A fotoszintézis csökkenését a fotoszintetikus pigmentek alacsonyabb szintje okozhatja, mely származhat gátolt szintézisből vagy lebomlásból. Csak néhány példát említve, csökkent klorofill koncentrációt mértek ólommal kezelt békalencsében (GARNCZARSKA és RATAJCZAK 2000), babban (GEEBELEN et al. 2002), kadmiummal kezelt napraforgóban (GADALLAH 1995) és rizsben (HSU és KAO 2003).

Excizált borsólevél szegmensekben SENGAR és PANDEY (1996) azt állapította meg, hogy az ólom fotoszintetikus aktivitást csökkentő hatása a δ -aminolevulinsav szintézis specifikus gátlásának és a 2-oxoglutarát és a glutamát készlet csökkenésének tulajdonítható, amit a Pb^{2+} és a klorofill bioszintézishez szükséges esszenciális ionok közötti kompetíció okozhat.

Cd hatására *in vitro* körülmények közt, izolált etioplastiszokban, a protoklorofillid – klorofillid átalakulás gátlását mutatták ki (BÖDDI et al. 1995). A Cd csökkenti a pigment-protein komplexek mennyiségét a PSI-ben és LHCII-ben, míg a PSII kevésbé érzékeny (LÁNG et al. 1995). Az antenna komplexek dezorganizációját *in vitro* és *in vivo* körülmények között is kimutatták (KRUPA 1988, AHMED és TJMIR-RAHI 1993). A PSI nagyobb érzé-

kenységét okozhatja, hogy a Cd gátolja az antioxidáns enzimeket is (GALLEGO et al. 1996).

A borsó csíranövények kezelésére alkalmazott Cd (max. 10 μM) a klorofill tartalom, a fotoszisztémák, és a fotoszintetikus enzimek (RUBISCO stb.) működésének, ezáltal a fotoszintetikus aktivitás gyors csökkenését eredményezte 6 napon belül, és e hatások még kifejezettebbé váltak a további kezelés során (Chugh és SAWHNEY 1999). A kadmiummal kezelt növényekben a hormonháztartás is megváltozhat, amely befolyásolhatja a fotoszintetikus apparátus összetételét (NYITRAI 1997).

A PSII elektrontranszport rendszere általában érzékenyebb: mind az akceptor, mind a donor oldal gátlódott (SIEDLECKA és BASZYŃSKI 1993, KRUPA és BASZYŃSKI 1995). Fluoreszcencia indukció mérésével megállapították, hogy a QA és QB közti elektronátmenet lassabb, mint a kontroll növényeknél (LÁNG et al. 1998).

Napraforgóban Pb hatására, alacsony fényintenzitáson a klorofilltartalom és kisebb mértékben a fotoszintetikus O_2 képződés és a PSII hatékonysága is szignifikánsan csökkent. Milimolós koncentrációban az ólom csökkentette a fotokémiai kioltást és az elektron transzportot a PSII-ben, továbbá szignifikánsan növelte a nem fotokémiai fluoreszcencia kioltást (q_N , NPQ), ami a tilakoid membránon kialakult protongradiens növekedésére és a fotofoszforiláció csökkenésére utal (KASTORI et al. 1998).

Különböző *Festuca arundinacea* genotípusok excizált leveleiben 100 mM Pb gátolta a PSII működését, a fotoszintetikus CO_2 fixációt, a fotorespirációt és légzést (POSKUTA és WACLAWCZYK-LACH 1995). Excizált árpa levelekben az ólom hatására csökkent a klorofill tartalom (főként a Chl b) és a kloroplasztiszonkénti átlagos gránumszám, viszont nőtt a kondenzált kromatin tartalom a magban, ami a transzkripcionálisan inaktív DNS tartalomra utal. A kloroplasztiszok száma a mezofill sejtekben az ólomkezelés után nem változott (WOŹNY et al. 1995).

A fotoszintetikus apparátus érzékenysége a növény korától és a Cd-kezelés időtartamától függ. Idősebb növényekben a Cd-kezelés alacsonyabb PSII aktivitást eredményezett, mint a fiatalabbakban (SKÓRZYŃSKA-POLIT és BASZYŃSKI 1997). Cukorrépában a Cd hatására csökkent a levelek klorofill és karotinoid koncentrációja, nőtt a karotinoid/klorofill és a klorofill a/b arány, a violaxantin ciklus pigmentjeinek de-epoxidációja, valamint csökkent a fotoszintetikus aktivitás és a PSII hatékonysága (LARBI et al. 2002).

A komplexképző anyagok eltérő hatását a fotoszintetikus apparátusra Pb, illetve Cd-kezelt növényekben FODOR et al. (1996) tanulmányozták. A Cd-kezelt növények klorofill tartalma, az alkalmazott vaskomplextől függetlenül, a vashiányos növényekhez hasonlóan nagyon alacsony volt. Az ólom csupán a Fe-citráttal ellátott növényeknél gátolta a klorofill képződését. A Cd Fe-EDTA mellett az *in vivo* $^{14}\text{CO}_2$ fixáció több mint 50%-os gátlását okozta, míg Fe-citrát mellett a gátlás meghaladta a 90%-ot. Az Pb-kezelt növények fotoszintetikus aktivitása nem különbözött szignifikánsan a kontroll növényekétől. A klorofill-protein komplexek, különösen a PSI mennyiségét a Cd nagy mértékben csökkentette, különösen az alsó levelekben.

A nehézfém kezelés a Calvin ciklust is érinti (SHEORAN et al. 1990, MALIK et al. 1992, KRUPA et al. 1993, SIEDLECKA és KRUPA 1996). Cd hatására az oldható és raktározott szénhidrátok, valamint a szabad aminosavak mennyisége csökkent (GADALLAH 1995, COSTA és SPITZ 1997).

Vízháztartás

A fotoszintézis kétségtelenül kapcsolatban van a növények vízháztartásával a gáz-cserén keresztül. A fotoszintetikus aktivitás csökkenése együtt jár a sztóma konduktancia és a transpiráció csökkenésével az ólommal kezelt kukoricában (STEFANOV et al. 2000) és kadmiummal kezelt, *in vitro* nevelt *Bacopa monniera* növényekben (ALI et al. 2000). A Cd árpában hasonlóképpen gátolja a növekedést, csökkenti a chlorophyll és karotinoid tartalmat, valamint a fotoszintetikus aktivitást, növeli a sötét légzést. Mindez együtt jár a vízpotenciál és a transpiráció csökkenésével, ugyanakkor a növények relatív víztartalma változatlan maradt (VASSILEV et al. 1998).

Sok kísérletben azonban a friss tömeg csökkenése nehézfém stressz hatására együtt járt a transpiráció és a gyökér és hajtás víztartalmának csökkenésével (HERNANDEZ et al. 1997, LOZANO-RODRIGUEZ et al. 1997, VASSIL et al. 1998).

A transpiráció csökkenéséért a nehézfémek sztómaműködésre gyakorolt közvetlen vagy közvetett hatása lehet a felelős. Epidermisz nyúzatban a Cd már nanomólos koncentrációban csökkentette a sztómák nyitódását megvilágítás mellett *Arabidopsis thaliana*-ban, *Vicia faba*-ban és *Commelina communis*-ban (PERFUS-BARBOCH et al. 2002). Ugyanakkor a növekedésgátlás és a sztómazáródás a hajtás megnövekedett víztartalmát is előidézheti. A kadmiummal kezelt uborka különböző szöveteinek víztartalma például eltérő különbségeket mutathat a kontrollhoz képest. A gyökér víztartalma csökkent, de a leveleké – felületegységre számítva – növekedett (LÁNG et al. 1998, SÁRVÁRI et al. 1999).

A nehézfémek által előidézett morfológiai változások közvetett módon, míg hatásuk a sejtfalakra és a sejtmembránra közvetlenül befolyásolja a vízfelvételt és szállítást (BARCELO és POSCHENRIEDER 1990). A vízcsatornák meglétének bizonyítása növényi membránokban új megvilágításba helyezte a nehézfémek a sejtmembrán vízáteresztő képességére gyakorolt hatásának kutatását (STEUDLE és HENZLER 1995, MAGGIO és JOLY 1995). A kérdés fontosságát igazolja, hogy a higany specifikusan gátolja a vízcsatornákat (DANIELS et al. 1994).

A növények számára a gyökéren keresztül történő vízszállítás alapvető fontosságú, mert a gyökér hidraulikus konduktivitása (Lpr) nemcsak a növény vízellátását, hanem az ionellátását is meghatározza. Pb-kezelt uborkanövényekben az exudáció sokkal nagyobb mértékben gátlódott (50%), mint a gyökér növekedése, ami arra utal, hogy a Pb a gyökérsejtek vízszállítását gátolta (CSEH et al. 2000). Annak ellenére, hogy a növekedésre ebben az esetben alig hat az ólom, feltételezhető, hogy a víz- és ioncsatornákra gyakorolt hatása következtében jelentős mértékben csökkenti a gyökérben a sejtmembránok vízáteresztő képességét, amint azt csiga neuronok Na-csatornáit (OSIPIENKO et al. 1992), vagy a vörös vértetek Ca-aktivált K-csatornáit esetén bizonyították (LEINDERS et al. 1992).

Ionfelvétel

A víztranszport alapvető fontosságú az iontranszport szempontjából. A felvett és le-adott ionok és molekulák minőségét és mennyiségét meghatározza a növényi membránokban működő transzport mechanizmusok összefüggő rendszere. Ezek a transzport mechanizmusok különösen érzékenyek a nehézfémekre (MARSCHNER és RÖMHELD 1983).

A nehézfémek kölcsönhatásba léphetnek más toxikus, illetve esszenciális makro- és mikroelemekkel. E kölcsönhatás természete függ az ionok koncentrációjától, a pH-tól, a komplexképzők jelenlététől stb. és ennek megfelelően a különböző kutatási eredmények heterogének és nehezen összevethetők. Általánosságban elmondhatjuk, hogy a toxikus fémek bizonyos körülmények között más, esszenciális elemek hiányát idézhetik elő.

A lucfenyő (*Picea abies*) leveleiben az ólom hatására csökkent a Ca és Mn koncentráció (GODBOLD és KETTNER 1991). Bükkfacsemeték (*Fagus silvatica*) gyökereiben és leveleiben, a Ca és a Mn mellett, a K, a Zn és a Fe koncentrációja szintén csökkent (BRECKLE és KAHLE 1992). A bab Ca, Fe, Mn és Zn felvétele ugyancsak csökkent Pb-EDTA tartalmú tápoldatban (GEEBELEN et al. 2002). Ugyanakkor, a különböző K koncentrációjú tápoldatokon nőtt búza Ca és K felvételét és transzlokációját az ólom nem vagy alig befolyásolta (TRIVEDI és ERDEI 1992).

A könnyezési nedv Pb koncentrációja Pb-kezelt uborkában megközelítőleg azonos a Zn koncentrációjával, de meghaladja a Fe koncentrációját (CSEH et al. 2000). A xilém nedv nagy mennyiségű mangánt szállít a hajtás megnövekedett Mn koncentrációjának megfelelően, tehát az ólomkezelés egyértelműen stimulálja a mangántranszportot (ZÁRAY et al. 1997). Ezzel ellentétben, borsó (*Pisum sativum*) csíranövényekben a főként a gyökérben (90%) felhalmozódó Cd majdnem teljesen meggátolja a Mn felvételét. A Fe koncentrációja és felvétele kisebb korrelációt mutatott a Cd-kezeléssel (HERNÁNDEZ et al. 1998).

A Cd csökkentette a S, P, Mg, Mo, Mn és a B koncentrációját, de növelte a Fe koncentrációt 16 búza genotípus gyökerében és hajtásában. A K koncentrációja csökkent a gyökérben és nőtt a hajtásban, míg a Ca koncentrációja fordítva változott (ZHANG et al. 2000). Paradicsomban a P, K és Mg koncentrációját befolyásolta a Cd a gyökérben és a szárban, míg a Ca koncentrációt a levelekben. A Fe, Mn és Zn koncentráció különbözőképpen változott függően a növényi résztől és a növény korától (MORAL et al. 1994). Kadmiummal kezelt angolperjében (*Lolium perenne*) és káposztában (*Brassica oleracea*) a Cu, Zn, Fe, Mn, Ca és Mg influx és transzport csökkent a kontrollhoz képest (YANG et al. 1996). Cukorrépában a N, P, Mg, K, Mn, Cu és Zn felvétel csökkent, míg a kalciumé nőtt (LARBI et al. 2002).

Számos nehézfém, így az ólom által okozott mérgezés legjelentősebb és legelterjedtebb tünete a vashiány (WALLACE et al. 1992). Ugyanakkor a vasfelvételben az I. stratégiát követő növények vas reduktáz enzimére az ólom nem hat (Alcantara et al. 1994). BURZYNSKI és BUCZEK (1994) *in vitro* megfigyelték ugyan a NADH-ferricianid-oxidoreduktáz gátlását, de *in vivo* nem tudták kimutatni. A vashiányban indukálódó turbo elektrontranszportot a Cd gátolja (ALCANTARA et al. 1994).

A komplexképző anyagok hatását tekintve, vashiányos uborka csíranövényekben az ólom 10 μ M koncentrációban serkenti a vas felvételét és transzlokációját Fe-EDTA jelenlétében, de gátolja Fe-citrát jelenlétében. A Cd teljesen meggátolja a vas transzlokációját a gyökérből a hajtásba mindkét vasforma mellett (komplexképző) és egyúttal megnöveli a gyökér vaskoncentrációját (FODOR et al. 1996).

A nehézfémek által okozott vashiány teóriáját alátámasztja, hogy a Cd-mérgezés sok tünete, mint a pigment-protein mintázatban, illetve a tilakoidok szerveződésében bekövetkező változások nagyon hasonlatosak a vashiányos növényekben megfigyelhetőkhöz (FODOR et al. 1996). A Cd és a Fe kölcsönhatását fiatal bab csíranövényekben vizsgálva azt állapították meg, hogy a mérgezés a főként a Calvin ciklust érinti, és a Cd és a

Fe hatásai közötti kölcsönhatás nagy valószínűséggel közvetett (SIEDLECKA és KRUPA 1996). Másrészt, a Fe koncentráció a nehézfémekkel kezelt növények leveleiben nem mutat egyértelmű korrelációt a különböző fiziológiai paraméterekben mérhető csökkenéssel, ami arra utal, hogy a szövetekben az összes vastartalom nem feltétlenül egyezik meg az aktív vastartalommal (LÁNG et al. 1998, SÁRVÁRI et al. 1999).

A tápoldatban alkalmazott 10 μM Cd 100%-kal növeli a kukorica gyökér szulfát felvételét, miközben a kálium- és foszfátfelvétel változatlan marad. Ennek oka nem a membrán potenciál, a pH vagy az ATP-áz aktivitás megváltozása, hanem egy nagy affinitású szulfát transzporter szintézisének növekedése (NOCITO et al. 2002).

A Cd nemcsak a víz- és a nitrát felvételét és szállítását csökkenti bab növényekben, hanem a nitrátreduktáz aktivációs állapotában is csökkenést okoz rövid idő alatt (24h), míg hosszú idejű kezelés után nem mutatható ki ez a hatás, ugyanakkor a nitrátreduktáz szint 80%-kal csökken (GOUJA et al. 2000). Ezt számos esetben megállapították Pb esetében is (BURZYŃSKI és BUCZEK 1994, SINGH et al. 1997). Így a nehézfémek hatással vannak a nitrogén metabolizmusra is, aminek közvetlen oka lehet a víztranszport gátlása (BARCELO és POSCHENRIEDER 1990). A Cd például a gyökérben halmozódik fel, míg a nitrát redukciója nagyrészt a hajtásban történik. A Cd sztómazáródást okoz, ami csökkenti a transpirációt és ennek következtében a nitrát- és K transzportot.

Membrán struktúrák

A nehézfémek sokféle mérgező hatása részben a membránok megváltozásával függ össze. Paradicsomban a membránok lipid összetétele nehézfémek hatására megváltozik. A glikolipid tartalom főként a levelekben csökken, a foszfo- és neutrális lipid tartalom a gyökerekben (OUARITI et al. 1997). A borsó gyökér plazmalemmában a foszfatidil etanolamin és a foszfatidil kolin tartalom csökkent, de arányuk nem változott (HERNÁNDEZ és COOKE 1997). Cd kezelés hatására napraforgóban és búzában a membránok rigidebbé válnak és az ATP-áz aktivitás csökken (FODOR et al. 1995). A Cd uborkában is csökkentette az ATP-áz hidrolitikus aktivitását, de a kukoricagyökérből izolált plazmalemmában nem volt hatása (BURZYŃSKI és KOLANO, 2003). Rizsben (*Oryza sativa*) a 0,1 és 1 mM koncentrációban alkalmazott Cd néhány perc alatt depolarizálja a gyökér sejt membránokat, de a membránpotenciál 6–8 óra alatt felépül. A membrán permeabilitása megnő, ami K^+ leadáshoz vezet a gyökérből. A Cd a gyökérlégzést is gátolta (LLAMAS et al. 2000). Az ólom a növekedő rizsben lipidperoxidációt indukál és megváltoztatja az anti-oxidáns enzimek aktivitását (VERMA és DUBEY, 2003).

Fiatal bab növényekben (*Phaseolus coccineus*) a Cd a levélfelület, a fotoszintetikus apparátus hatékonyságának csökkentése, az idősebb levelek klorózisa mellett csökkenti a monogalaktozil diacilglicerol/digalaktozil diacilglicerol arányát (SKÓRZYŃSKA-POLIT et al. 1998).

Az acetátként alkalmazott Pb hatására kukorica levelekben valamelyest nő az összes foszfolipid tartalom (STEFANOV et al. 1993), de a bab (*Phaseolus vulgaris*) zöld leveleiben csökken (STEFANOV et al. 1992). A foszfatidil glicerol és a foszfatidil kolin relatív koncentrációja viszont emelkedik (STEFANOV et al. 1995b).

A foszfolipidek a membránok fontos alkotórészei. A környezeti tényezőkben beállt változás hatására a membránok is megváltozhatnak, ezáltal megőrizhetik működőképességüket. A kukoricában és babban Pb hatására megfigyelhető hasonló változások arra

utalnak, hogy a foszfolipidek fontosak a sejtmembránok stabilizálásában Pb-mérgezés alatt.

A telített zsírsavak mennyisége csökken, míg a linolénsavé nő. A szterol összetétel nem változik szignifikánsan Pb stressz alatt egyik előbb említett növényben sem (STEFANOV et al. 1993, 1995b).

Míg a bab növényekben a lipid összetételben megfigyelhető változások csaknem kizárólag a gyökérben jelentkeztek (STEFANOV et al. 1992), kukoricában ugyanezek inkább a levelekre jellemzőek. Ezt magyarázza, hogy a babban az ólom több mint 90%-a a gyökérben koncentrálódott, ugyanakkor kukoricában csak 45%, míg a többi a levelekből mutatható ki (STEFANOV et al. 1993).

A spenót tilakoid membránokban az ólomkezelés csökkentette a monogalaktozil diacilglicerol és a foszfolipidek koncentrációját és megnövelte más glikolipidekét, annak ellenére, hogy az ólom koncentrációja kisebb volt a tilakoid membrán preparátumokban, mint a levélszövetben (STEFANOV et al. 1995a).

Köszönetnyilvánítás

A munkát támogatta az FKFP 0056/2001 pályázat.

IRODALOM – REFERENCES

- AARKROG A., LIPPERT J. 1971: Direct contamination of barley with ^{51}Cr , ^{59}Fe , ^{65}Zn , ^{203}Hg and ^{210}Pb . *Radiat. Bot.* 11: 463–472.
- AHMED A., TAJMIR-RIABI H. A. 1993: Interaction of toxic metal ions Cd^{2+} , Hg^{2+} and Pb^{2+} with light-harvesting proteins of chloroplast thylakoid membranes. An FTIR spectroscopic study. *J. Inorg. Biochem.* 50: 235–243.
- ALCANTARA E., ROMERA F. J., CANETE M., DELAGUARDIA M. D. 1994: Effects of heavy metals on both induction and function of root Fe(III) reductase in Fe-deficient cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants. *J. Exp. Bot.* 45: 1893–1898.
- ALI G., SRIVASTAVA P. E., IQBAL M. 2000: Influence of cadmium and zinc on growth and photosynthesis of *Bacopa monniera* cultivated *in vitro*. *Biol. Plant.* 43: 599–601.
- BARCELO J., POSCHENREIDER C. 1990: Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review. *J. Plant Nutr.* 13: 1–37.
- BAUMHARDT G. R., WELCH L. F. 1972: Lead uptake and corn growth with soil applied lead. *J. Env. Qual.* 1: 92–94.
- BÓDDI B., ORAVECZ A. R., LEHOCZKI E. 1995: Effect of cadmium on organization and photoreduction of protochlorophyllide in gark-grown leaves and etioplast inner membrane preparations of wheat. *Photosynthetica* 31: 411–420.
- BRECKLE S.-W., KAHLE H. 1992: Effects of toxic heavy metals (cadmium, lead) on growth and mineral nutrition of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Vegetatio* 101: 43–53.
- BURZYŃSKI M., BUCZEK J. 1994: The influence of Cd, Pb, Cu and Ni on NO_3^- uptake by cucumber seedlings. II. *In vitro* and *in vivo* effects of Cd, Cu, Pb and Ni on the plasmalemma ATPase and oxidoreductase from cucumber seedlings roots. *Acta Physiol. Plant.* 16: 297–302.
- BURZYŃSKI M., KOLANO E. 2003: *In vivo* and *in vitro* effects of copper and cadmium on the plasma membrane H^+ -ATPase from cucumber (*Cucumis sativus* L.) and maize (*Zea mays* L.) roots. *Acta Physiol. Plantarum* 25: 39–45.
- CHUGH L. K., SAWHNEY S. K. 1999: Photosynthetic activities of *Pisum sativum* seedlings grown in presence of cadmium. *Plant Physiol. Biochem.* 37: 297–303.
- CIESLINSKI G., NEILSEN G. H., HOGUE E. J. 1996: Effect of soil cadmium application and pH on growth and cadmium accumulation in roots, leaves and fruit of strawberry plants (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Plant and Soil* 180: 267–76.

- COSTA G., SPITZ E. 1997: Influence of cadmium on soluble carbohydrates, free amino acids, protein content of *in vitro* cultured *Lupinus albus*. *Plant Sci.* 128: 131–140.
- CSEH E., FODOR F., VARGA A., ZÁRAY G. 2000: Effect of lead treatment on the distribution of essential elements in cucumber. *J. Plant Nutr.* 23: 1095–1105.
- DANIELS M. J., MIRKOV T. E., CHRISPEELS M. J. 1994: The plasma membrane of *Arabidopsis thaliana* contains mercury-insensitive aquaporin that is a homolog of the tonoplast water channel protein TIP. *Plant Physiol.* 106: 1325–1333.
- ERNST W. H. O., VERKLEIJ J. A. C., SCHAT H. 1992: Metal tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 41: 229–248.
- EUN S.-O., YOUNG H. S., LEE Y. 2000: Lead disturbs microtubule organization in the root meristem of *Zea mays*. *Physiol. Plant.* 110: 357–365.
- FARGAŠOVÁ A. 2001: Phytotoxic effects of Cd, Zn, Pb, Cu and Fe on *Sinapis alba* L. seedlings and their accumulation in roots and shoots. *Biol. Plant.* 44: 471–473.
- FEDIJUC E., ERDEI L. 2002: Physiological and biochemical aspects of cadmium toxicity and protective mechanisms induced in *Phragmites australis* and *Typha latifolia*. *J. Plant Physiol.* 159: 265–271.
- FODOR E., SZABÓ-NAGY A., ERDEI L. 1995: The effects of cadmium on the fluidity and H⁺-ATPase activity of plasma membrane from sunflower and wheat roots. *J. Plant Physiol.* 147: 87–92.
- FODOR F., SÁRVARI É., LÁNG F., SZIGETI Z., CSEH E. 1996: Effects of Pb and Cd on cucumber depending on the Fe-complex in the culture solution. *J. Plant Physiol.* 148: 434–439.
- FODOR F., CSEH E., VARGA A., ZÁRAY GY. 1998: Lead uptake distribution and remobilization in cucumber. *J. Plant Nutr.* 21: 1363–1373.
- FOY C. D., CHANEY R. L., WHITE M. C. 1978: The physiology of metal toxicity in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29: 511–566.
- GADALLAH M. A. 1995: Effects of cadmium and kinetin on chlorophyll content, saccharides and dry matter accumulation in sunflower plants. *Biol. Plant.* 37: 233–240.
- GALLEGO S. M., BENAVIDES M.-P., TOMARO M. L. 1996: Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: evidence for involvement of oxidative stress. *Plant Sci.* 121: 151–159.
- GARNCZARSKA M., RATAJCZAK L. 2000: Metabolic responses of *Lemna minor* to lead ions I. Growth, chlorophyll level and activity of fermentative enzymes. *Acta Physiol. Plant.* 22: 423–427.
- GEEBELEN W., VANGRONSVELD J., ADRIANO C., VAN POUCKE L. C., CLUSTERS H. 2002: Effects of Pb-EDTA and EDTA on oxidative stress reactions and mineral uptake in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.* 115: 377–384.
- GODBOLD D. L., KETTNER C. 1991: Lead influences root growth and mineral nutrition of *Picea abies* seedlings. *J. Plant Physiol.* 139: 95–99.
- GOUIA H., GHORBAL M. H., MEYER C. 2000: Effects of cadmium on activity of nitrate reductase and on other enzymes of the nitrate assimilation pathway in bean. *Plant Physiol. Biochem.* 38: 629–638.
- GREGER M., JOHANSSON M., STIHL A., HAMZA K. 1993: Foliar uptake of Cd by pea (*Pisum sativum*) and sugar beet (*Beta vulgaris*). *Physiol. Plant.* 88: 563–570.
- HERNÁNDEZ L. E., COOKE D. T. 1997: Modification of the root plasma membrane lipid composition of cadmium-treated *Pisum sativum*. *J. Exp. Bot.* 48: 1375–1381.
- HERNÁNDEZ L. E., LOZANO-RODRÍGUEZ E., GÁRATE A., CARPENTA-RUIZ R. 1998: Influence of cadmium on the uptake, tissue accumulation and subcellular distribution of manganese in pea seedlings. *Plant Sci.* 132: 139–151.
- HSU Y. T., KAO C. H. 2003: Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant, Cell and Environment* 26: 867–874.
- HUANG J. W., CUNNINGHAM S. D. 1996: Lead phytoextraction: species variation in lead uptake and translocation. *New Phytol.* 134: 75–84.
- JARVIS M. D., LEUNG D. W. M. 2002: Chelated lead transport in *Pinus radiata*: an ultrastructural study. *Env. Exp. Bot.* 48: 21–32.
- JIANG W., LIU D., HOU W. 2000: Hyperaccumulation of lead by roots, hypocotyls and shoots of *Brassica juncea*. *Biol. Plant.* 43: 603–606.
- KAHLE H. 1993: Response of roots of trees to heavy metals. *Env. Exp. Bot.* 33: 99–119.
- KASTORI R., PLENICAR M., SAKAC Z., PANKOVIC D., ARSENIJEVIC-MAKSIMOVIC I. 1998: Effect of excess lead on sunflower growth and photosynthesis. *J. Plant Nutr.* 21: 75–85.
- KEVREŠAN S., KIRŠEK S., KANDRAČ J., PETROVIĆ N., KELEMEN D. 2003: Dynamics of cadmium distribution in the intercellular space and inside cells in soybean roots, stems and leaves. *Biol. Plant.* 46: 85–88.
- KOČIAN G., SAMARDAKIEWICZ S., WOŹNY A. 1996: Regions of lead uptake in *Lemna minor* plants and localization of this metal within selected parts of the root. *Biol. Plant.* 38: 107–117.

- KOEPE D. E. 1981: Lead: understanding the minimal toxicity of lead in plants. In: Effect of Heavy Metal Pollution on Plants Vol 1 Effects of Trace Metals on Plant Function. (Ed.: LEPP N.W.). Applied Science Publishers, London, New Jersey, pp. 55–76.
- KRUPA Z. 1988: Cadmium-induced changes in in the composition and structure of the light-harvesting complex II in radish cotyledons. *Physiol. Plant.* 73: 518–524.
- KRUPA Z., BASZYSKI T. 1995: Some aspects of heavy metals toxicity towards photosynthetic apparatus -direct and indirect effects on light and dark reactions. *Acta Physiol. Plant.* 17: 177–90.
- KRUPA Z., ÖQUIST G., HUNER N. P. A. 1993: The effects of cadmium on photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* L. – a fluorescence analysis. *Physiol. Plant.* 88: 626–630.
- KSIAŻEK M., WOŹNY A. 1990: Lead movement in poplar adventitious roots. *Biol. Plant.* 32: 54–57.
- LARBI A., MORALES F., ABADÍA A., GOGORCENA Y., LUCENA J. J., ABADÍA J. 2002: Effects of Cd and Pb in sugar beet plants grown in nutrient solution: induced Fe deficiency and growth inhibition. *Funct. Plant. Biol.* 29: 1453–1464.
- LÁNG F., SÁRVÁRI É., FODOR F., CSEH E. 1995: Effects of heavy metals on the photosynthetic apparatus in cucumber. In: Photosynthesis from Light to Biosphere Vol. IV. (Ed.: MATHIS P.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 533–536.
- LÁNG F., SZIGETI Z., FODOR F., CSEH E., ZOLLA L., SÁRVÁRI É. 1998: Influence of Cd and Pb on the ion content, growth and photosynthesis in cucumber. In: Photosynthesis: Mechanisms and Effects Vol. IV. (Ed.: GARAB G.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 2693–2696.
- LEINDERS T., VAN KLEEF R. G. D. M., VUVERBERG H. P. M. 1992: Distinct metal ion binding sites on calcium-activated potassium channels in inside out patches of human erythrocytes. *Biochim. Biophys. Acta* 11–12: 75–82.
- LEITA L., DE NOBILI M., CESCO S., MONDINI C. 1996: Analysis of intercellular cadmium forms in roots and leaves of bush bean. *J. Plant Nutr.* 19: 527–33.
- LITTLE P. 1973: A study of heavy metal contamination of leaf surfaces. *Environ. Pollut.* 5: 159–172.
- LITTLE P., MARTIN M. H. 1972: A survey of zinc, lead and cadmium in soil and natural vegetation around a smelting complex. *Environ. Pollut.* 3: 241–254.
- LLAMAS A., ULLRICH C. I., SANZ A. 2000: Cd²⁺ effects on transmembrane electrical potential difference, respiration and membrane permeability of rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Plant and Soil* 219: 21–28.
- MAGGIO A., JOLY R. J. 1995: Effects of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root systems. *Plant Physiol.* 109: 331–335.
- MALIK D., SHEORAN I. S., SINGH R. 1992: Carbon metabolism in leaves of cadmium treated wheat seedlings. *Plant Physiol.* 30: 223–229.
- MARSCHNER H. 1995: Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- MARSCHNER H., RÖMHELD V. 1983: *In vivo* measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: effect of plant species and nitrogen source, *Z. Pflanzenphysiol.* 111: 241–251.
- MCLAUGHLIN M. J., SINGH B. R. 1999: Cadmium in soils and plants. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- MORAL R., NAVARRO PEDREÑO I., MATAIX J. 1994: Effects of cadmium on nutrient distribution, yield and growth of tomato grown in soilless culture. *J. Plant Nutr.* 17: 953–962.
- MORENO-CASELLES J., MORAL R., PÉREZ-ESPINOSA A., PÉREZ-MURCIA M. D. 2000: Cadmium accumulation and distribution in cucumber plant. *J. Plant Nutr.* 23: 243–250.
- NOCITO F. F., PIROVANO L., COCUCI M., SACCHI G. A. 2000: Cadmium-induced sulfate uptake in maize roots. *Plant Physiol.* 129: 1872–1879.
- NYITRAI P. 1997: Development of functional thylakoid membranes: regulation by light and hormones. In: Handbook of Photosynthesis (Ed.: PESSARAKLI M.). Marcel Dekker, New York, pp. 391–406.
- OSIPENKO O. N., GYÖRI J., KISS T. 1992: Lead ions close steady-state sodium channels in, *Helix neurons*. *Neurosci.* 80: 483–489.
- OUARITI O., BOUSSAMA N., ZABROUK M., CHERIF A., GHORBAL M. H. 1997: Cadmium- and copper-induced changes in tomato membrane lipids. *Phytochemistry* 45: 1343–1350.
- OBROUCHEVA N. V., BYSTROVA E. I., IVANOV V. B., ANTIPOVA O. V., SEREGIN I. V. 1998: Root growth responses to lead in young maize seedlings. *Plant and Soil* 200: 55–61.
- PERFUS-BARBECH L., LEONHARDT N., VAVASSEUR A., FORESTIER C. 2002: Heavy metal toxicity: cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *The Plant Journal* 32: 539–548.
- PIECHALAK A., TOMASZEWSKA B., BARALKIEWICZ D., MALECKA A. 2002: Accumulation and detoxification of lead ions in legumes. *Phytochemistry* 60: 153–162.

- POSKUTA J. W., WACLAWCZYK-LACH E. 1995: *In vivo* responses of primary photochemistry of photosystem II and CO₂ exchange in light and in darkness of tall fescue genotypes to lead toxicity. *Acta Physiol. Plant.* 17: 233–240.
- PUNZ W. F., SIEGHARDT H. 1993: The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals. *Env. Exp. Bot.* 33: 85–98.
- SALT D. E., PRINCE R. C., PICKERING I. J., RASKIN I. 1995: Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in indian mustard. *Plant Physiol.* 109: 1427–33.
- SANITÀ DI TOPPI L., GABRIELLI R. 1999: Response to cadmium in higher plants. *Env. Exp. Bot.* 41: 105–130.
- SÁRVÁRI É., FODOR F., CSEH E., VARGA A., ZÁRAY GY., ZOLLA L. 1999: Relationship between changes in ion content of leaves and chlorophyll-protein composition in cucumber under Cd and Pb stress. *Z. Naturforsch.* 54c: 746–753.
- SENDEN M. H. M. N., VERBURG A. J. G. M., VAN DER MEER T. G., WOLTERBEEK H. TH. 1995: Citric acid in tomato plant roots and its effect on cadmium uptake and distribution. *Plant and Soil* 171: 333–39.
- SENGAR R. S., PANDEY M. 1996: Inhibition of chlorophyll biosynthesis by lead in greening *Pisum sativum* leaf segments. *Biol. Plant.* 38: 459–62.
- SHEORAN I. S., SINGAL H. R., SINGH R. 1990: Effect of cadmium and nickel on photosynthesis and the enzymes of the photosynthetic carbon reduction cycle in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.). *Photosynth. Res.* 23: 345–351.
- SIEDLECKA A., BASZYNSKI T. 1993: Inhibition of electron flow around photosystem I in chloroplasts of Cd-treated maize plants is due to Cd-induced iron deficiency. *Physiol. Plant.* 87: 199–202.
- SIEDLECKA A., KRUPA Z. 1996: Interaction between cadmium and iron and its effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol. Biochem.* 34: 833–841.
- SIMON L. 1998: Cadmium accumulation and distribution in sunflower plant. *J. Plant Nutr.* 21: 341–52.
- SINGH R. P., DABAS S., CHOUDHARY A., MAHESHWARI R. 1997: Effect of lead on nitrate reductase activity and alleviation of lead toxicity by inorganic salts and 6-benzylaminopurine. *Biol. Plant.* 40: 399–404.
- SKÓRZYŃSKA-POLIT E., BASZYŃSKI T. 1997: Differences in sensitivity of the photosynthetic apparatus in Cd-stressed runner bean plants in relation to their age. *Plant Sci.* 128: 11–21.
- SKÓRZYŃSKA-POLIT E., TUKENDORF A., SELSTAM E., BASZYNSKI T. 1998: Calcium modifies Cd effect on runner bean plants. *Env. Exp. Bot.* 40: 275–286.
- SRIVASTAVA A., APPENROTH K. J. 1995: Interaction of EDTA and iron on the accumulation of Cd²⁺ in duckweeds (*Lemnaceae*). *J. Plant Physiol.* 146: 173–76.
- STEFANOV K., POPOVA I., NIKOLOVA-DAMYANOVA B., KIMENOV G., POPOV S. 1992: Lipid and sterol changes in *Phaseolus vulgaris* caused by lead ions. *Phytochemistry* 31: 3745–3748.
- STEFANOV K., POPOVA I., KAMBUROVA E., PANCHEVA T., KIMENOV G., KULEVA L., POPOV S. 1993: Lipid and sterol changes in *Zea mays* caused by lead ions. *Phytochemistry*, 33: 47–51.
- STEFANOV K., PANDEV S. D., SEIZOVA K. A., TYANKOVA L. A., POPOV S. S. 1995a: Effect of lead ions on the lipid metabolism in spinach leaves and thylakoid membranes. *Biol. Plant.* 37: 251–256.
- STEFANOV K., SEIZOVA K., POPOVA I., PETKOV V., KIMENOV G., POPOV S. 1995b: Effect of lead ions on the phospholipid in leaves of *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*. *J. Plant Physiol.* 147: 243–246.
- STEUDLE E., HENZLER T. 1995: Water channels in plants: do basic concepts of water transport change? *J. Exp. Bot.* 290: 1067–1076.
- TITOV A. F., TALANOVA V. V., BOEVA N. P. 1996: Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium. *Biol. Plant.* 38: 431–436.
- TREEBY M., MARSCHNER H., RÖMHELD V. 1989: Mobilization of iron and other micronutrient cations from a calcareous soil by plant-borne, microbial and synthetic metal chelators. *Plant Soil.* 114: 217–226.
- TRIVEDI S., ERDEI L. 1992: Effects of cadmium and lead on the accumulation of Ca²⁺ and K⁺ and on the influx and translocation of K⁺ in wheat of low and high K⁺ status. *Physiol. Plant.* 84: 94–100.
- VASSIL A. D., KAPULNIK Y., RASKIN I., SALT D. E. 1998: The role of EDTA in lead transport and accumulation by indian mustard. *Plant Physiol.* 117: 447–453.
- VASSILEV A., BEROVA M., ZLATEV Z. 1998: Influence of Cd²⁺ on growth, chlorophyll content and water relations in young barley plants. *Biol. Plant.* 41: 601–606.
- VELAZQUEZ M. D., POSCHENRIEDER CH., BARCELÓ J. 1992: Ultrastructural effects and localization of low cadmium concentrations in bean roots. *New Phytol.* 120: 215–26.
- VERMA S., DUBEY R. S. 2003: Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Science* 164: 645–655.

- VOJTECHOVÁ M., LEBLOVÁ S. 1991: Uptake of lead and cadmium by maize seedlings and the effect of heavy metals on the activity of phosphoenolpyruvate carboxylase isolated from maize. *Biol. Plant.* 33: 386–94.
- WALLACE A., WALLACE G. A., CHA J. W. 1992: Some modifications in trace metal toxicities and deficiencies in plants resulting from interactions with other elements and chelating agents – the special case of iron. *J. Plant Nutr.* 15: 1589–1598.
- WATMOUGH S. A., HUTCHINSON T. C., EVANS R. D. 1999: The distribution of ^{67}Zn and ^{207}Pb applied to white spruce foliage at ambient concentrations under different pH regimes. *Env. Exp. Bot.* 41: 83–92.
- WECKX J. E. J., CLUSTERS H. M. M. 1996: Oxidative damage and defense mechanisms in primary leaves of *Phaseolus vulgaris* as a result of root assimilation of toxic amount of copper. *Physiol. Plant.* 96: 506–512.
- WÓJCIK M., TUKENDORF A. 1999: Cd – tolerance of maize, rye and wheat seedlings. *Acta Phys. Plant.* 21: 99–107.
- WOŹNY A., JERCZYŃSKA E. 1991: The effect of lead on early stages of *Phaseolus vulgaris* L. growth *in vitro* conditions. *Biol. Plant.* 33: 32–39.
- WOŹNY A., SCHNEIDER J., GWOZDZ E. A. 1995: The effect of lead and kinetin on greening barley leaves. *Biol. Plant.* 37: 541–552.
- WOŹNY A., STROIŃSKI A., GWOZDZ E. 1990: Plant cell responses to cadmium. *Seria Biologia* Nr 44. Adam Mickiewicz University, Poznań.
- YANG X., BALIGAR V. C., MARTENS D. C., CLARK R. B. 1996: Cadmium effects on influx and transport of mineral nutrients in plant species. *J. Plant Nutr.* 19: 643–656.
- ZÁRAY G., VARGA A., FODOR F., CSEH E. 1997: Microanalytical investigation of xylem sap of cucumber by total reflection X-ray fluorescence spectrometry. *Microchem. J.* 55: 64–71.
- ZHANG G., FUKAMI M., SEKIMOTO H. 2000: Genotypic differences in effects of cadmium on growth and nutrient compositions in wheat. *J. Plant Nutr.* 23: 1337–1350.

THE EFFECTS OF LEAD AND CADMIUM IN PLANTS

F. Fodor

Department of Plant Physiology, Eötvös University, Budapest, Pázmány P. lane 1/C, H-1445, Hungary

Accepted: 31 October 2003

Keywords: lead, cadmium, accumulation, photosynthesis, ion competition, stress

Cadmium and lead are the two major pollutant heavy metals still widespread in the environment due to industrial activities. They may decrease crop production as stress factors and incorporating and accumulating in plant tissues may appear in animal and human food. Cd and Pb toxicity and as well as their accumulation in plants are dependent on many factors like soil features, concentration, duration of exposure, presence of complexing agents in the rizosphere, plant species, etc. The current development concerning many of these factors in research of the toxic effects of Cd and Pb are reviewed in this paper with respect to the uptake and accumulation, growth inhibition, effect on photosynthesis, water household, ion uptake and membrane structures.

A MEMBRÁNOK ÉS A CHAPERONE-OK SZEREPE A HŐSTRESSZ ÉRZÉKELÉSÉBEN ÉS ELHÁRÍTÁSÁBAN

GLATZ ATTILA, HORVÁTH IBOLYA, TÖRÖK ZSOLT, VÍGH LÁSZLÓ

MTA SzBK Biokémiai Intézet, Molekuláris Stresszbiológiai Laboratórium, 6701 Szeged, Pf. 521.

Elfogadva: 2003. július 15.

Kulcsszavak: chaperone, tilakoid membrán, *Synechocystis* PCC 6803, hősokk, Hsp

Összefoglalás: A jelenleg általánosan elfogadott nézet szerint a molekuláris chaperone-ok kulcsszereppel bírnak a hősokk okozta fehérje-szintű károsodások elhárításában. A denaturálódó fehérjék helyreállításában betöltött szerepük miatt (szubsztrátjaikkal egyetemben) a sejtek hőmérőinek is tartják őket. Kutatócsoportunk a fotoszintetizáló *Synechocystis* PCC6803 modellen végzett kísérletei alapján azonban úgy gondolja, hogy a hősokk válasz generálásában – a fentiek mellett –, a membrán is részt vehet. Kimutattuk, hogy a fotoszintetikus apparátus funkcionálisát, valamint a membrán struktúráját befolyásoló tényezők jelentősen módosítják a chaperone gének hőindukcióját. E fehérjék beható tanulmányozásával nyert *in vitro* és *in vivo* adataink arra utalnak, hogy a chaperone-ok – a denaturált fehérjék mellett – aktív szerepet vállalnak a membrán védelmében is. Mindezek alapján feltételezzük, hogy a membrán nemcsak passzív szenvedő alany a hőstressz során, hanem aktív jeladó, azaz hőmérő feladattal is rendelkezik.

Bevezetés

Régóta ismert, hogy az élő szervezetek optimális növekedési hőmérsékletük jelentős emelkedésére az ún. hősokk proteinek (Hsp-k) fokozott szintézisével válaszolnak. E fehérjék funkcióját sokáig sűrű homály fedte, így jobb híján molekulatömegük alapján osztályozták őket (Hsp90, Hsp70, etc.) Az elmúlt három évtized intenzív kutatásai során kiderült, hogy nagy részük – a molekuláris chaperone-ok (ELLIS 1997) –, fontos szerepet játszik az újonnan képződő fehérjék aktív térszerkezetének kialakításában, valamint a magas hőmérséklet okozta citoszolikus protein-denaturáció és aggregáció elhárításában. A *de novo* szintetizált fehérjék és komplexeik összeszerelését főleg a Hsp70 (prokariótákban DnaK) valamint a Hsp60 (GroEL) család tagjai végzik, míg az aggregátumok megszüntetésében a kis mólsúlyú Hsp-k vállalnak oroszlánrészt (összefoglaló irodalom: BUKAU és HORWITZ 1998, NARBERHAUS 2002). Funkciójukból és transzkripciós szabályozásukból következően a Hsp70-típusú chaperone-okat, a „lázmérő” szerepkörrel is felruházták (lásd MAGER és DE KRUIFF 1995).

A magas hőmérséklet azonban számos egyéb sejtalkotót is károsít, többek között a különösen stressz-érzékeny tilakoid membránt (BERRY és BJORKMAN 1980). Kutatócsoportunk az elmúlt évtizedben egy – a kloroplasztisz endoszimbióta ősenek is tekinthető – cianobaktérium, a *Synechocystis* PCC6803 hőmérsékletadaptációját, valamint stresszválaszát kutatta. Kísérleteink során kimutattuk, hogy modellszerkezetünk képes membránjai fizikai állapotát a megváltozott hőmérsékleti körülményekhez igazítani a homeoviszkozus adaptáció (COSSINS 1994) elvének megfelelően. A magas hőmérséklethez

adaptált sejtek membránjának katalitikus hidrogénezésére (VÍGH és JOÓ 1983) a hideg stresszre jellemző válasz indukálható izoterm körülmények között, ami a membrán érzékelő szerepét igazolja (VÍGH et al. 1993). Jelen áttekintésben a fontosabb kísérleteink ismertetésével rámutatunk arra, hogy a „membrán mint hőmérő” elv kiterjeszthető a hősokk esetére is, ennek megfelelően a chaperone-ok indukciója, valamint védőszerepe szoros összefüggésbe hozható nemcsak a fehérjékkel, hanem a fotoszintetikus membrán fizikai állapotával is.

A chaperone gének szerveződése és transzkripció szabályozása

A *Synechocystis* PCC6803 első chaperone-génjeit CHITNIS és NELSON (1991) izolálta. A szerzők szerint a két gén (*dnaK*, illetve *cpn60*) egy-egy kópiában fordul elő a genom-ban, és számos stresszhatásra (hő, UV-sugárzás stb.) indukálódnak. Kutatócsoportunk azonban kiderítette, hogy a hsp60-típusú *cpn60* nem magányos, s párja, a *groEL* közös operont alkot „co-chaperonin”-jával, a *groES*-sel (LEHEL et al. 1993a). A *groESL* elrendezés már jobban megfelel a mikroorganizmusok többségében található genetikai szerveződésnek. A két chaperonin gén jelenléte nem mondható általánosnak, jóllehet extrém esetben 5 (!) kópiában is jelen lehetnek (lásd SEGAL és RON összefoglalóját 1996). Mind a *groESL* mind a *cpn60* erősen indukálódik már alacsonyabb hőstressz hatására is, promóter régiójukban pedig megtalálható az eubaktériumok világának egyik legkonzervatívabb szabályozó eleme a CIRCE (SEGAL és RON 1996). Mindkét gén transzkripció startpontja a CIRCE-ben lokalizálódik, s azonosítottuk a kötőfehérje (HrcA) génjét is (GLATZ et al. 1997). Minden jel arra mutat, hogy a két chaperonin gén szabályozása hasonló, de ez nem állja meg a helyét (lásd később).

A *dnaK* családnak sokáig csak a fent említett képviselőjét ismertük. Nemrégiben, a *Synechocystis* PCC 6803 genom szekvenálása során találták meg a család feltételezett többi tagját (KANEKO et al. 1996). Meglepő módon, két további *dnaK*- valamint négy *dnaJ*-homológ ORF is van a *Synechocystis* genomjában. A *grpE* „co-chaperone” gén csak egy kópiában van jelen. A gének organizációja is eltér az eubaktériumokban megszokottól (SEGAL és RON 1996), többségük ismeretlen funkciójú ORF szomszédságában található (Cyanobase, www.kazusa.or.jp/cyano). Az eddig ismert *dnaK* gén (a továbbiakban *dnaK2*) hőindukciója ismert volt, bár expressziója a chaperonin-okhoz képest csak a magasabb hőmérsékleti tartományban fokozódott (GLATZ et al. 1996). A *dnaK1* és *dnaK3* génről készült mRNS-t semmilyen molekuláris technikával (Northern blot, RT-PCR) nem tudtuk kimutatni sem a kontroll, sem pedig a hősokkolt sejtekben. Ez arra utal, hogy nem fejeződnek ki, vagy más stressz-körülmények között szükségesek a sejtek számára. A család „co-chaperone”-jai konstitutív expressziót mutatnak normál körülmények között, de nem hőindukálhatóak (VARVASOVSKI et al. 2003).

A harmadik fontos chaperone csoport, a kis mólsúlyú Hsp-k képviselőjét (*hsp17*) kutatócsoportunk azonosította (HORVÁTH et al. 1998). A gén monocisztronos, a hőindukálható többi chaperone-nal ellentétben csak jóval magasabb hőmérsékleten indukálódik. A gén potenciális szabályozó elemei – csakúgy mint a *dnaK* család esetében – nem mutatnak érdemi hasonlóságot más ismert elemekkel. A fenti és egyéb itt nem említett különbségekre tekintettel azonban kijelenthetjük, hogy rokon funkciójuk ellenére a chaperone-ok szabályozása meglehetősen eltérő *Synechocystis* PCC6803-ban.

A chaperone-ok hőindukciója és a tilakoid szoros kapcsolata: a membrán mint szenzor

Szem előtt tartva, hogy egy fotoszintetizáló szervezet léte erősen függ a fényviszonyoktól, illetve a tilakoidjának állapotától, megvizsgáltuk, hogy ezen tényezők változtatása befolyásolja-e a *Synechocystis* chaperone génjeinek expresszióját.

Először a chaperoninok kifejeződésének fényfüggését teszteltük. A *Synechocystis* sejteket először növekedési hőmérsékletükön (30 °C) tartottuk fényben és sötétben, majd egy részüket hagytuk 30 °C-on míg más részüket hősokkoltuk (42 °C) a fény-sötét kombinációt variálva. Ezután Northern hibridizációval követtük a *groESL* és a *cpn60* mRNS szintjét (GLATZ et al. 1997). Kiderült, hogy mindkét chaperonin expressziója „fényérzékeny” normál körülmények között. A végig 30°C-on tartott sejtek közül ugyanis csak azokban detektáltunk chaperonin expressziót, amelyeket a kísérlet második felében megvilágítottunk. A végig sötétben tartott sejtekben a kimutatási határ alatt volt mindkét chaperonin mRNS szintje, függetlenül attól, hogy az előinkubálás fényben vagy sötétben történt, azaz *groESL* és a *cpn60* expressziója gátolt. Némiképp bonyolultabb a helyzet a második körben a magasabb hőmérsékleten inkubált sejtek esetében. A fényben hősokkolt mintákban fokozott chaperonin mRNS szintet mutattunk ki, függetlenül attól, hogy a 30 °C-os előkezelés milyen fényviszonyok között történt. A sötétben hőstresszelt sejtekben azonban jelentősen különbözött a *groESL* és a *cpn60* expressziója, mégpedig az „előéletük” függvényében. A mindvégig sötétben tartott *Synechocystis* sejtekben a hősokk hatására megnövekedett a *groESL* mRNS szintje a nem hősokkolt mintához viszonyítva, de az indukció mértéke nem haladta meg az „abszolút kontroll”-ban detektált szintet. A fényben történt előkezelést követő „sötét hőstressz” azonban sokkal határozottabb *groESL* expresszió növekedést okozott de a *cpn60* mRNS-t nem tudtuk kimutatni a sötétben előkezelt majd szintén sötétben hősokkolt mintában sem. Teljesen hasonló eredményt kaptunk, amikor sötét-kezelés helyett a fotoszintézist gátoltuk. A DCMU-val (3',4'-diklórfenil-1,1-dimetilurea) kezelt sejtekben mindkét chaperonin hőindukciója gátolt volt, de a *cpn60*-é sokkal erősebb mértékben. A kísérletsorozatból arra következtettünk, hogy – a közös CIRCE elem ellenére – a chaperoninok szabályozása eltérő és nem csupán a fény, hanem a valószínűleg PSII redoxállapota is jelentősen befolyásolhatja, azaz a tilakoid szenzor szereppel bír (GLATZ et al 1999).

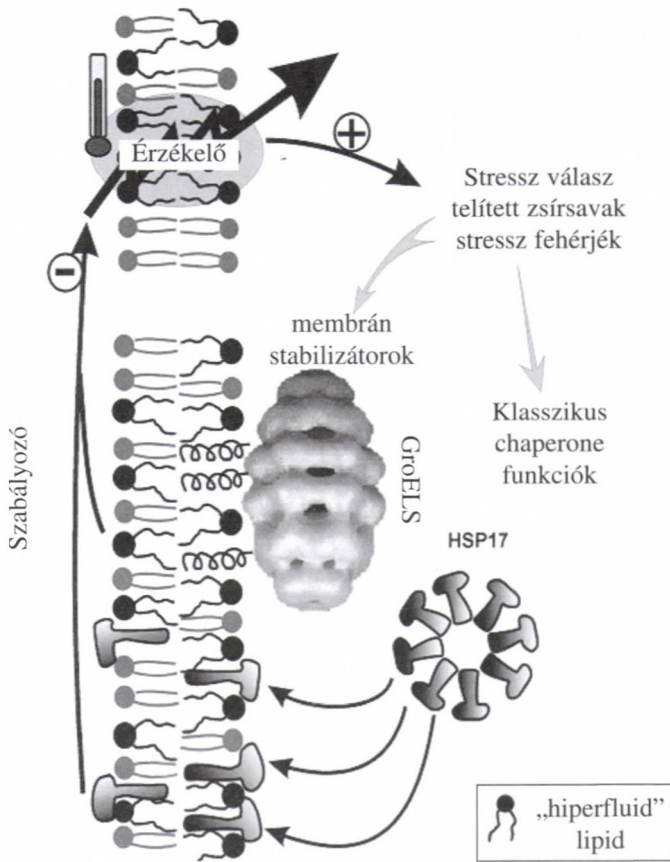
A következőkben a membrán fizikai állapotának hatását vizsgáltuk a chaperone gének expressziójára. E célból a cianobaktériumokat alacsony és magas hőmérsékletre adaptáltuk (22, illetve 36 °C-on). Ily módon jelentős mértékben megváltoztathatjuk a lipidek zsírsavláncainak telítettségét, ami befolyásolja a membrán molekuláris rendezettségét, „fluiditását” (COSSINS 1994). A hidegadaptált sejtekben ugyanis jelentősen megnő a telítetlen zsírsavak mennyisége, kompenzálандó az alacsony hőmérsékletnek a membrán rigiditását fokozó hatását (VÍGH et al. 1990). A magas hőmérsékletre adaptált sejtekben azonban ellenkező folyamat játszódik le: a sejtek a telített zsírsavak beépítésével válaszolnak a meleg fluidizáló hatására (VÍGH et al. 1994). A különböző hőmérsékletre történt adaptálással tehát a sejtek membránjait eltérő módon érzékenyítettük a hősokkra (LEHEL et al. 1993b). A „ridegebb” membránnal rendelkező (36 °C) sejtek membránfluiditását izoterm körülmények között is fokoztuk benzilalkohol (BA) hozzáadásával. Fontos tény, hogy a különböző módokon kezelt *Synechocystis* sejtek tilakoid

membránjának hőstabilitása az elvártaknak megfelelően alakult, azaz a fluidabb membránnal (36 °C+BA, 22 °C) rendelkező sejtek fotoszintetikus apparátusa alacsonyabb hőmérsékleten inaktiválódott, mint a rigidebb membránnal bíró sejteké (LEHEL et al. 1993b, HORVÁTH et al. 1998). Amennyiben tehát a tilakoid termoszenzor szereppel bír elvárható, hogy különböző fizikai állapotú membránnal rendelkező sejtekben eltérő a hősokkválasz küszöbhőmérséklete. A korábban említett különbségek ellenére mind a négy chaperone gén (*groESL*, *cpn60*, *dnaK2*, és *hsp17*) hasonlóan viselkedett, azaz maximális indukciós hőmérsékletük eltérően alakult, hiszen tükrözve a fent említett módokon kezelt sejtek tilakoid membránjainak fizikai állapotát. A legmagasabb indukciós küszöbértéket (44 °C) a legrigidebb membránnal rendelkező (36 °C) sejtekben kaptuk. Amennyiben ezen sejtek membránját benzilalkohollal (36 °C +BA) fluidizáltuk a hősokk során, a chaperone gének indukciós maximuma eltolódott az alacsonyabb hőmérsékleti tartományba (36–38 °C). A „köztes” fluiditással rendelkező sejtekben (22 °C) a chaperone expressziós maximum is „köztes” hőmérsékleten következett be (40–42 °C). Fontos megjegyezni, hogy a négy chaperone gén közül a *hsp17* reagált legérzékenyebben a membrán fizikai állapotának változásaira, ezért azt a „fluiditás” gén elnevezéssel illettük. E kísérletek (lásd HORVÁTH et al. 1998) összegzésekképpen elmondhatjuk, hogy nem feltétlenül csak a denaturálódó citoszolikus fehérjék, hanem a károsodó membrán maga is hőmérséklet-érzékelő szereppel bír (1. ábra, VÍGH et al. 1998, VÍGH és MARESCA 2002).

A kör bezárul: a chaperone-ok szerepe a membrán integritásának védelmében

Az 1990-es évek közepétől tudjuk, hogy hősokk hatására a chaperoninok tilakoid kötétté válnak a *Synechocystis* sejtekben (KOVÁCS et al. 1994). Funkciójuk ismeretében kézenfekvőnek tűnt, hogy a fotoszintetikus apparátus fehérjekomponenseit védhetik a hőstresszel szemben. A „membrán, mint szenzor elv” értelmében feltételezhetjük azonban, hogy maga a lipidmátrix is védelemre szorul. Kutatócsoportunk *in vitro* kísérletekben kimutatta, hogy a tisztított – korábban tipikusan citoszolikus fehérjének tartott –, *E. coli* GroESL komplex képes modellmembránokhoz kötődni oligomer formában (TÖRÖK és mtsai 1997). Érdekes módon sem a GroES, sem pedig a chaperone aktivitás méréseire használt részlegesen denaturált malát dehidrogenáz (MDH) nem befolyásolta az asszociáció mértékét. A membránkötött chaperonin komplex „klasszikus” chaperone-funkcióját is megtartotta, azaz képes volt szubsztrátjának reaktiválására. Külön kiemelendő, hogy a kölcsönhatás jelentős membránfluiditás csökkenéssel is járt. További érdekesség, hogy a membránasszociáció erősségét növelte az emelkedő hőmérséklet. Figyelembe véve a hősokk membránt fluidizáló, valamint a GroESL-kötés rigidizáló hatását, a chaperoninok pusztán magát a membrán mátrixot is védhetik hősokk során, azaz „lipochaperoninként” is funkcionálhatnak (TÖRÖK et al. 1997).

Az egyetlen hőindukálható DnaK2 fehérje szerepe esszenciális, amennyiben nem eliminálható teljesen a *Synechocystis* genomból. A részleges mutáns érdekessége, hogy az összes chaperone génjének hőindukálhatósága alacsonyabb a vad típushoz képest mind fehérje, mind mRNS szinten (VARVASOVSKI et al. 2003). A mutáns tilakoidja fokozott hő-, és UV-B érzékenységet mutat, ami a chaperone-szint csökkenésével is magyarázható. Rejtélyes módon a mutáns membránjának zsírsavösszetétele is megváltozik, ami



1. ábra. A membrán és a chaperone-ok szerepe a hőstressz érzékelésében és elhárításában (magyarázatot lásd a szövegben)

Figure 1. The role of membranes and chaperones in sensing and cellular protection during heat stress (for details, see text)

egyértelmű jele a szoros chaperone-membrán kapcsolatnak (VARVASOVSKI et al. 2003, VARVASOVSKI et al. előkészületben).

A chaperone-ok membránvédő működését a fentieknél hangsúlyosabban támasztják alá a *Synechocystis* „fluiditás gén” termékével, az amfitróp Hsp17-tel végzett kísérletek. E fehérje is képes már extrém alacsony lipid-fehérje arány esetén is modell membránokhoz kötődni és stabilizálni a folyékony kristály szerkezetet (TSVETKOVA et al. 2002). A kötés határozott specificitást mutat, amennyiben az asszociáció a *Synechocystis*-ből izolált lipidekkel a legerősebb. Ellentétben a GroEL-lel a Hsp17 nem a membránok felszínéhez kötődik, hanem azok mélyebb, hidrofób régiójába penetrál. A lipidszint csökkenése jelentősen csökkenti a Hsp17 chaperone aktivitását jelezvén, hogy stressz esetén a membránvédő szerep kerülhet előtérbe (TÖRÖK et al. 2001). A Hsp17 membránprotektív szerepét *in vivo* eredmények is alátámasztják. A fehérje fokozott tilakoid kötést mutat, mégpedig

annak fluidizációja függvényében (HORVÁTH et al. 1998). A gén nem esszenciális, de a *hsp17*⁻ sejtek tilakoidja minden hőmérsékleten fluidabb, mint a *hsp17*⁺ sejteké. A különbség szubletális hőmérsékleten történő preadaptációval csökkenthető ugyan, de nem szűnik meg teljesen, ami szintén a Hsp17 membránvédő szerepére utal (TÖRÖK et al. 2001).

A fent bemutatott eredmények tükrében a membrán szerepét hősokk esetén az alábbiak szerint képzelhetjük el (1. ábra). A magas hőmérsékletnek kitett sejtekben nem csak a denaturálódó fehérjék, de a fluidizálódó membrán maga is jeladó szereppel bír. Az indukálódó chaperone-ok egy része a károsodott fehérjéket menti, míg más részük a membrán segítségére siet azonnal védendő annak integritását. A fiziológiai állapot visszanyerése után a membrán-szenzor is részt vehet a hősokk válasz leállításában, biztosítva annak átmeneti jellegét. Modellünk érvényességét számos prokarióta és eukarióta szervezetben végzett kutatások eredményei is alátámasztják (VÍGH et al. 1998, VÍGH és MARESCA 2002).

IRODALOM – REFERENCES

- BERRY J. A., BJORKMAN O. 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31: 491–553.
- BUKAU B., HORWITZ A. L. 1998: The Hsp70 and Hsp60 chaperone machines. *Cell* 92: 351–366.
- CHITNIS P. R., NELSON N. 1991: Molecular cloning of the genes encoding two molecular chaperones of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J. Biol. Chem.* 266: 58–65.
- COSSINS A. R. 1994: Temperature adaptation of biological membranes. Portland, London.
- ELLIS R. J. 1997: Do molecular chaperones have to be proteins? *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 238: 687–692.
- GLATZ A., HORVÁTH I., VARVASOVSKI V., KOVÁCS E., TÖRÖK Zs., VÍGH L. 1996: Stress-induced activation of chaperone genes implies the operation of a novel transcriptional regulatory mechanism in the cyanobacterium, *Synechocystis* PCC6803. In: Genes and their products for tolerance to physical stresses in plants. (Eds.: LEONE A., GRILLO S.). Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 21–29.
- GLATZ A., HORVÁTH I., VARVASOVSKI V., KOVÁCS E., TÖRÖK Zs., VÍGH L. 1997: Chaperonin genes of the *Synechocystis* PCC 6803 are differently regulated under light-dark transition during heat stress. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 239: 291–297.
- GLATZ A., VASS I., LOS D. A., VÍGH L. 1999: The *Synechocystis* model of stress: From molecular chaperones to membranes. *Plant Physiol. Biochem.* 37: 1–12.
- HORVÁTH I., GLATZ A., VARVASOVSKI V., TÖRÖK Zs., PÁLI T., BALOGH G., KOVÁCS E., NÁDASDY L., BENKŐ S., JOÓ F., VÍGH L. 1998: Membrane physical state controls the signaling mechanism of the heat shock response in *Synechocystis* PCC 6803: identification of *hsp17* as a novel “fluidity gene”. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 3513–3518.
- KANEKO T., SATO S., KOTANI H., TANAKA A., ASAMIZU E., NAKAMURA Y., MIYAJIMA N., HIROSAWA M., SUGIURA M., SASAMOTO S., KIMURA T., HOSOUCHI T., MATSUNO A., MURAKI A., NAKAZAKI N., NARUO K., OKUMURA S., SHIMPO S., TAKEUCHI C., WADA T., WATANABE A., YAMADA M., YASUDA M., TABATA S. 1996: Sequence analysis of the genome of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC6803. II. Sequence determination of the entire genome and assignment of potential protein-coding regions. *DNA Res.* 3: 109–136.
- KOVÁCS E., HORVÁTH I., GLATZ A., TÖRÖK Zs., BAGYINKA Cs., VÍGH L. 1994: Molecular characterization, assembly and membrane association of the GroEL-type chaperonins in *Synechocystis* PCC 6803. In: Structure, Biogenesis and Dynamics of Biological Membranes, (Ed.: OP DEN KAMP, J. A. F.) NATO ASI Series, Springer-Verlag: Berlin, Series H: Cell Biology, H82: pp. 253–261.
- LEHEL Cs., LOS D. A., WADA H., GYÖRGYEI J., HORVÁTH I., KOVÁCS E., MURATA N., VÍGH L. 1993a: A second groEL-gene organized in a groESL operon is present in the genome of *Synechocystis* PCC 6803. *J. Biol. Chem.* 268–1799–1804.

- LEHEL CS., GOMBOS Z., TÖRÖK ZS., VÍGH L. 1993b: Growth temperature modulates thermotolerance and heat shock response of cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Plant Physiol. Biochem.* 31: 81–88.
- MAGER W. H., DE KRUIFF A. J. J. 1995: Stress-induced transcriptional activation. *Microbiol. Rev.* 59: 506–531.
- NARBERHAUS F. 2002: -Crystallin-type heat shock proteins: socializing minichaperones in the context of a multichaperone network. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 66: 64–93.
- SEGAL G., RON E. Z. 1996: Regulation of the groE and dnaK operons in *Eubacteria*. *FEMS Microbiol. Lett.* 138: 1–10.
- TÖRÖK ZS., HORVÁTH I., GOLOUBINOFF P., KOVÁCS E., GLATZ A., BALOGH G., VARVASOVSKI V., VÍGH L. 1997: Evidence for a lipochaperonin, association of active protein-folding GroESL oligomers with lipids can stabilize membranes under heat-shock conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 2192–2197.
- TÖRÖK ZS., GOLOUBINOFF P., HORVÁTH I., TSVETKOVA N. M., GLATZ A., BALOGH G., LOS D. A., VIERLING E., CROWE J. E., VÍGH L. 2001: *Synechocystis* Hsp17 is an amphitrophic protein that stabilizes heat-stressed membranes and binds denatured proteins for subsequent chaperone-mediated refolding. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 3098–3103.
- TSVETKOVA N. M., HORVÁTH I., TÖRÖK ZS., WOLKERS W. F., BALOGH ZS., SHIGAPOVA N., CROWE L. M., TABLIN F., VIERLING E., CROWE J. H., VÍGH L. 2002: Small heat-shock proteins regulate membrane lipid polymorphism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 13504–13509.
- VARVASOVSKI V., GLATZ A., SHIGAPOVA N., JÓSVAY K., VÍGH L., HORVÁTH I. 2003: Only one dnaK homolog, dnaK2 is transcriptionally active and essential in *Synechocystis*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 305: 641–648.
- VÍGH L., JOÓ F. 1983: Modulation of membrane fluidity of catalytic hydrogenation affects the chilling susceptibility of the blue-green alga, *Anacystis nidulans*. *FEBS Lett.* 162: 423–427.
- VÍGH L., LEHEL CS., TÖRÖK ZS., GOMBOS Z., BALOGH N., HORVÁTH I. 1990: Factors affecting thylakoid thermal stability in cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC6803, In: Plant lipid biochemistry, structure and utilisation. (Eds.: QUINN P. J., HARWOOD L. J.). Portland Press Ltd., London, pp. 373–381.
- VÍGH L., LOS D. A., HORVÁTH I., MURATA N. 1993: The primary signal in the biological perception of temperature: Pd-catalyzed hydrogenation of membrane lipids stimulated the expression of the desA gene in *Synechocystis* PCC 6803. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 9090–9094.
- VÍGH L., TÖRÖK ZS., KOVÁCS E., GLATZ A., BALOGH N., HORVÁTH I. 1994: Thermal acclimation and heat shock response of *Synechocystis* PCC 6803: the possible role of thylakoid physical state, lipid saturation and molecular chaperones. In: Biochemical and Cellular Mechanisms of Stress Tolerance in Plants (Ed.: CHERRY J. H.). NATO ASI series, Springer-Verlag, Berlin, Series Cell Biology, H86: pp. 77–95.
- VÍGH L., MARESCA B., HARWOOD J. 1998: Does membrane physical state control the expression of heat shock and other genes? *Trends Biochem. Sci.* 23: 369–374.
- VÍGH L., MARESCA B. 2002: Dual role of membranes in heat stress: As thermosensors they modulate the expression of stress genes and, by interacting with stress proteins, re-organize their own lipid order and functionality. In: Cell and molecular responses to stress. (Eds.: STOREY K. B., STOREY J. M.). Elsevier, Amsterdam, pp. 173–187.

DUAL ROLE OF MEMBRANES DURING THERMAL STRESS MANAGEMENT
IN *SYNECHOCYSTIS* PCC6803

A. Glatz, I. Horváth, Zs. Török, and L. Vígh

Laboratory of Molecular Stress Biology, Institute of Biochemistry, Biological Research Centre, Hungarian
Academy of Sciences, H-6701 Szeged, P. O. B. 521, Hungary

Accepted: 15 July 2003

Keywords: chaperone, thylakoid membrane, *Synechocystis* PCC 6803, heat shock, Hsp

Earlier we have shown, that changes in plasma membrane physical state may act as a primary low temperature sensor in *Synechocystis*. Altering experimentally the molecular order of thylakoid membranes affected dramatically the temperature range over which genes of heat shock proteins (*groEL*, *cpn60*, *dnaK*, *hsp17*) are activated by heat evidencing that thylakoid membrane is an ideal location for primary heat stress sensors in cyanobacteria. Both the active protein-folding GroEL and HSP17 oligomers was shown to be able to associate with biomembranes and model lipid membranes, as well. Unlike GroEL, the lipid associated HSP17 revealed a highly altered protein refolding activity if tested in collaboration with DnaK/DnaJ/GrpE, GroEL/ES and ATP, in vitro. Binding of stress proteins to lipid matrix was shown to rigidify membranes and thereby may rapidly stabilize them under heat stress before readjustment of lipid molecular species. In accordance with the "membrane sensor" hypothesis, increased membrane physical order caused by chaperone binding may also lead to a down-regulation of heat shock genes, simultaneously. Our findings with *Synechocystis* lend support to a model in which thermal stress is transduced into a cellular signal at the level of membranes. Investigations to explore the pathways for perception and transduction of temperature-stress signals are underway in our laboratory. Based on the recent discovery of "lipochaperones" we propose, that the specific and reversible interaction of some stress proteins with membrane lipids acts primarily as a powerful tool to rapidly regulate the membrane physical state (packing order, permeability and other attributes) and thereby preserve various membrane functions, especially under fluctuating stressed conditions.

A SZALICILSAV SZEREPE AZ ABIOTIKUS STRESSZTOLERANCIA KIALAKULÁSÁBAN

HORVÁTH ESZTER, SZALAI GABRIELLA, PÁL MAGDA, PÁLDI EMIL és JANDA TIBOR

MTA Mezőgazdasági Kutatóintézete, 2462 Martonvásár, Pf. 19.

Elfogadva: 2003. szeptember 3.

Kulcsszavak: abiotikus stressz, aktív oxigénformák, antioxidáns enzimek, hidrogénperoxid, oxidatív stressz, szalicilsav

Összefoglalás: Az elmúlt évtizedekben a szalicilsavnak elsősorban a biotikus stresszrezisztencia kialakításában mint jelátvivő anyagnak a szerepe vált ismertté. Mindemellett számos egyéb hatását is leírták, mint például az alternatív oxidáz aktivitásának emelésén keresztül a hőtermelés indukcióját. Az utóbbi években egyre több adat bizonyítja nemcsak biotikus, hanem különféle abiotikus stresszfaktorok elleni védekezésben betöltött szerepét is. Jelen szemlében elsősorban ezeket az eredményeket foglaljuk össze.

Bevezetés

A szalicilsav növényekben általában néhány $\mu\text{g/g}$ friss tömeg mennyiségben fordul elő. Legnagyobb mennyiségben hőtermelő növények virágzásakor, ill. patogén fertőzés után mutatható ki (RASKIN 1992). Bioszintézise fenilalaninból indul ki, és transz-fahéjsavon és benzoesavon át történik. A szalicilsav nemcsak szabad, hanem glikozilált, metilált, glükóz-észter, valamint aminosav konjugátum formában is előfordulhat (LEE et al. 1995). Mind az endogén, mind az exogén szalicilsavnak többféle hatását is leírták (RASKIN 1992). Ezen hatások azonban nem mindig általánosíthatók, mert a vizsgálatokat különböző növényfajokon és különböző rendszereken (teljes növénytől a sejtszuszpenzióig) végezték.

A szalicilsav szerepe már jól ismert a biotikus stressztolerancia jelátviteli folyamatában. Részt vesz a hiperszenzitív reakció (HR) kialakításában: dohány mozaik vírussal fertőzött dohány levelekben a nekrotikus lézióban és annak környékén megnő az endogén szalicilsav szint (ENYEDI et al. 1992). Külsőleg adott szalicilsav patogenezis-kapcsolt (pathogenesis related, PR) fehérjék expresszióját váltja ki dohányban (MALAMY et al. 1990, YALPANI et al. 1991), és rizsben is (RAKWAL et al. 2001). Számos bizonyíték szól amellett, hogy szalicilsav szükséges a szisztémikus szerzett rezisztencia (SAR) kialakításához is. Uborka növényekben megnő az endogén szalicilsav szint a szerzett rezisztencia kialakulásakor (METRAUX et al. 1990). Szalicilsav felhalmozásra képtelen transzgenikus dohány növények, melyek a bakteriális eredetű szalicilát-hidroxiláz enzim génjét (NahG) hordozzák, képtelenek a szisztémikus szerzett rezisztencia kialakítására (GAFFNEY et al. 1993). Ugyanakkor úgy tűnik, hogy nem a szalicilsav az a transzportált szignálmolekula, amely a fertőzés helyéről a távolabbi szövetekbe szállítódik, viszont a

szalicilsav felhalmozódása az adott szövetben elengedhetetlen feltétele a SAR kialakulásának (VERNOOIJ et al. 1994).

Árpa növények esetén figyelték meg, hogy a hosszútávú szalicilsav kezelés csökkenti a Rubisco enzim mennyiségét, és ezáltal gátolja a fotoszintetikus aktivitást (PANCHEVA és POPOVA 1998). Búza növényeket szalicilsavval 7 napig kezelve azt tapasztalták, hogy míg alacsony, 0,05 mM koncentráció esetén a szalicilsav elősegíti a fotoszintézist, nagyobb mennyiségben (0,5–1 mM koncentráció mellett) gátolja a fotoszintetikus aktivitást. Ez a gátlás elsősorban a PSI elektrontranszportjának gátlásából és a citokróm f_{554} mennyiségének csökkentéséből adódik. Izolált tillakoidokat kezelve szalicilsavval azonban semmilyen hatást nem találtak (SAHU et al. 2002).

A szalicilsavról és más fenol típusú vegyületekről is kimutatták, hogy hatással vannak számos ion felvételére is. Árpa esetében szalicilsav jelenlétében gátlódik a foszfát (GLASS 1973), valamint kálium-ion (GLASS 1974a) felvétele is, valószínűleg a sejtmembránok depolarizációjából eredően (GLASS 1974b).

Bablevelekben 1 és 10 mM szalicilsav hatására jelentősen csökkent a transpiráció (LARQUE-SAAVEDRA 1978, 1979). Szalicilsavról és más rokon vegyületekről kimutatták, hogy képesek az abszceizinsav indukálta sztómazáródást meggátolni (RAI et al. 1986). Bab esetében a szalicilsav képes járulékos gyökerkezdemények képződését stimulálni (KLING és MEYER 1983). Kukorica hajtásokban kimutatták, hogy 0,01–0,1 mM szalicilsav hatására megnövekedett az *in vivo* nitrát-reduktáz aktivitás (JAIN és SRIVASTAVA 1981). Valószínű azonban, hogy ez az aktivitásnövekedés csak közvetett, és az enzim inaktivációjának gátlásából ered.

A szalicilsav másik jól ismert hatása, hogy egyes, ún. termogén növények esetében képes a növény hőmérsékletét megnövelni. A növényekben előforduló hőtermelést már LAMARCK is leírta 1778-ban *Arum* fajok esetében, és azóta számos más esetben is kimutatták, elsősorban *Annonaceae*, *Araceae*, *Aristolochiaceae*, *Cyclanthaceae*, *Nymphaeaceae* és *Palmae* családok tagjai között (MEEUSE és RASKIN 1988). Egyes virágzó *Arum* fajok esetében a hőtermelés legmagasabb intenzitása során az oxigénfelvétel mértéke elérheti egy repülő kolibri esetében fellépő oxigénfogyasztás mértékét (LANCE 1972). E fajok esetében a hőtermelés elsősorban az illatanyagok könnyebb kibocsátását teszi lehetővé. A virágzás egyes periódusaiban a virág hőmérséklete 12 °C-kal is megemelkedhet. *Sauromatum guttatum* S. fajban kimutatták, hogy a hőtermelés indukciójáért felelős ún. kalorigén anyag a szalicilsavval azonos (RASKIN et al. 1987). Bizonyítást nyert, hogy a szalicilsav hatására megemelkedő alternatív oxidáz expresszió játszik szerepet a termogenezis indukciójában (RHOADS és MCINTOSH 1992).

A szalicilsav hatásai abiotikus stressz során

Exogén szalicilsav hatásai

Biotikus stresszek mellett egyre több bizonyíték gyűlik össze a szalicilsavnak abiotikus stresszek során játszott szerepéről. Ezek a munkák egyrészt a külsőleg adott szalicilsav abiotikus stressz ellen nyújtott védő hatásáról számolnak be. Alacsony koncentrációban (0,05–0,5 mM) alkalmazva a szalicilsav átmeneti oxidatív stresszt okoz a növénynek, és ez mint egy edzési folyamat, a növény antioxidatív kapacitását megnöveli (KNÖRZER et al. 1999), illetve stabilizáló anyagok, pl. poliaminok szintézisét indukálja

(NÉMETH et al. 2002). Magasabb szalicilsav koncentráció azonban olyan mértékű oxidatív stresszt okoz, melyet a növény már nem tud kivédeni.

Dohány és uborka növények esetében a szalicilsav csökkentette a paraquat okozta oxidatív stresszt (STROBEL és KUC 1995). Fiatal árpa növényeket 0,5 mM szalicilsavval kezelve 1 napig sötétben, megelőzhető volt a paraquat gátló hatása a fotoszintézisre. Ugyancsak csökkent a paraquat hatására bekövetkező hidrogénperoxid szint növekedés, a lipidperoxidáció, és a membránkárosodás (ANANIEVA et al. 2002).

Két rizsfajta esetében, 0,1 és 0,2 mM koncentrációban alkalmazva, a szalicilsav javította a csírázási képességet és a növénykéek növekedését nehézfém stressz alatt (Pb és Hg 0,01 mM koncentrációban) (MISHRA et al. 1997). Rézstressz esetében szintén védelmet biztosított a szalicilsav kezelés dohány és uborka növényekben (STROBEL és KUC 1995). Árpa növényekben kadmium kezelés során megnőtt a szabad szalicilsav tartalom. Az árpa növénykéek szalicilsavval történő előkezelése megakadályozta a 25 μ M kadmium által kiváltott lipidperoxidációt, és megnövelte a hajtás és gyökér frisstömeget. Ez a védőhatás azonban nem az antioxidáns kapacitás növekedésének köszönhető. Ellenkezőleg, az antioxidáns enzimek aktivitása a kadmium stressz során megnőtt, míg a szalicilsavval előkezelt növényekben ez a növekedés elmaradt (METWALLY et al. 2003).

Búza esetében a magokat acetilszalicilsavval áztatva, javult a növények ellenállósága szárazságstresszel szemben (HAMADA 1998). Paradicsom és bab növények esetében a szalicilsav, illetve az acetilszalicilsav 0,1 mM és 0,5 mM koncentrációban is hatékonyan bizonyult a szárazságstressz elleni védelemben, mind a magokat áztatva 1 napig, mind kéthetes növények esetében talajon keresztül alkalmazva a szárazságstressz előtt 1 héttel (SENARATNA et al. 2000). Kukoricában viszont, annak ellenére, hogy az egy napig tartó 0,5 mM szalicilsav előkezelés megnövelte a növények poliamin tartalmát, mégsem javított azok szárazságtűrésén (NÉMETH et al. 2002). Búza növényeket ugyanilyen módon előkezelve szintén negatív hatást tapasztaltak, ami arra utal, hogy a kezelés módja és a növény fejlődési stádiuma befolyásolja a szalicilsav hatását.

Szalicilsav permetezés hatására javult a mustár növények hőtűrése, és ez a hatás koncentrációfüggő volt: csak az alacsonyabb koncentrációk (0,01–0,1 mM) esetén volt tapasztalható védő hatás. Mind a 0,01 mM koncentrációjú szalicilsav-kezelés, mind az 1 órán át 45 °C-on történő hőkezelés (edzés) átmenetileg megemelte a hidrogénperoxid szintet, és csökkentette a kataláz aktivitást (DAT et al. 1998a). Mustár növények hőakklimatizációja során megnőtt az endogén kötött, illetve szabad szalicilsav szint (DAT et al. 1998b), ami a szalicilsav szerepére utalhat a hőtolerancia kialakulásában. Dohány esetében is azt tapasztalták, hogy a szalicilsav kis koncentrációban (0,01 mM) fokozta a növények hőtűrését, míg a 0,1 mM koncentrációnak már nem volt védő hatása (DAT et al. 2000). Hasonlóképpen 0,01 mM acetilszalicilsav képes volt a burgonya hőtűrését megnövelni szövetkultúrában, miközben a növényekben megnőtt az endogén hidrogénperoxid szint. Azt vizsgálva, hogy a hidrogénperoxidnak van-e szerepe a hőtűrés kialakulásában, 0,1–50 mM hidrogénperoxid kezelést alkalmaztak 1 órán keresztül. Az eredmények azt mutatják, hogy a hidrogénperoxid is képes hatékonyan megnövelni a burgonya növények hőtűrését (LOPEZ-DELGADO et al. 1998). *Arabidopsis* esetében is kimutatták, hogy a szalicilsav kezelés csökkentette a hőstressz által okozott oxidatív károsodást a növényben. Szalicilsav kezelés hatását vizsgálták hősokk fehérjék (HSP) szintézisére paradicsomban. Azt tapasztalták, hogy alacsony koncentrációban a szalicilsav önmagában nem elég ugyan a HSP szintézis kiváltásához, elősegíti viszont a hő-indukálta szín-

tézist. Nagyobb, citotoxikus koncentrációban (1 mM) már a szalicilsav is kiváltja a Hsp70/Hsc70 expresszióját (CRONJE és BORNMAN 1999).

A szalicilsavról és más fenolszármazékokról is (benzoesav, acetilszalicilsav) bizonyított, hogy képesek fiatal kukorica növények hidegtűrését növelni. Az antioxidáns enzimek közül a glutationreduktáz, és a guajakol-peroxidáz aktivitása megnőtt a szalicilsav kezelés nyomán, míg a kataláz aktivitása pedig csökkent. Szalicilsav hatására csökkent a hideg-indukált etiléntermelés (JANDA et al. 1999, 2000). Kukoricában, rizsben és uborkában a szalicilsav kezelés csak a hajtásban indukált hidegtoleranciát, a gyökérben nem (KANG és SALTVEIT 2002).

A fenti eredmények alapján megállapíthatjuk, hogy az abiotikus stressztolerancia fokozásához szükséges szalicilsav koncentráció függ a növényfajtól, a kezelt szövet típusától, a kezelés módjától és időtartamától. Általában az alacsonyabb koncentrációk (0,01–0,5 mM között) bizonyultak hatékonyak, míg 1 mM koncentráció felett már olyan mértékű oxidatív károsodás éri a növényt, amely után nem képes regenerálódni.

Szalicilsavhiányos transzgenikus növények vizsgálata

A vizsgálatok másik fajtája a szalicilsav hiányának hatását tanulmányozza transzgenikus, illetve szalicilsav-bioszintézisben mutáns növényekben. A *NahG* transzgenikus növények bakteriális (*Pseudomonas putida*) eredetű szalicilát-hidroxiláz gént hordoznak, és így képtelenek a szalicilsav felhalmozására, mivel a szalicilát-hidroxiláz enzim a szalicilsavat katekollá alakítja (GAFFNEY et al. 1993).

UV fény és ózon kezelés szalicilsav felhalmozódást okozott, valamint PR fehérje szintézist és vírus-rezisztenciát indukált dohányban (YALPANI et al. 1994). *Arabidopsis thaliana* növényekben is kimutatták a szalicilsav szerepét az ózonstressz elleni védelemben, mivel a *NahG* növények érzékenyebbek voltak az ózon károsító hatására. Az ózon-indukált mRNS-ek egy részének szintézise szalicilsav függő, közülük csak néhány jelent meg a transzgenikus növényekben. Az ózonhatásnak kitett növények fokozott ellenállóságot mutattak virulens *Pseudomonas syringae* törzsekkel szemben. Az eredmények azt mutatják, hogy az ózon- és a patogénindukált rezisztencia kialakulása átfed, és mindkettő szalicilsavfüggő (SHARMA et al. 1996). Más szerzők kimutatták, hogy mind a szalicilsav hiánya, mind a túlzott felhalmozódása emelkedett ózonérzékenységhoz vezethet (RAO és DAVIS 1999). A szalicilsav felhalmozó *Cvi-0 Arabidopsis* genotípus ózonszenzitív, mivel az ózonstressz során a nagy mennyiségű szalicilsav oxidatív folyamatokat indít el, mely a hyperszenzitív reakcióhoz hasonló sejtelhaláshoz vezet. A szalicilsav felhalmozásra képtelen *NahG* növényekben viszont a kellő mértékű antioxidáns válaszreakció elmaradása vezetett a megnövekedett ózonérzékenységhoz (RAO és DAVIS 1999). A *Cvi-0:NahG* genotípusban a szalicilsav hiánya csökkenti az ózonindukált sejtelhalás mértékét. Metil-jazmonáttal történő előkezelés megakadályozza a szalicilsav és hidrogénperoxid felhalmozódást, és így megelőzi az ózonindukált nekrozist (RAO et al. 2000).

A szalicilsav elősegíti a reaktív oxigénformák kialakulását *Arabidopsis* növények fotoszintetikus szöveteiben sóstressz és ozmotikus stressz során. A *NahG* növények esetén 100 mM NaCl vagy 270 mM mannitol kezelés hatására nem jelentek meg kiterjedt nekrotikus léziók a hajtáson, mint a vad típusú növények esetében (BORSANI et al. 2001).

Hőstressz esetében azt tapasztalták, hogy a *NahG Arabidopsis* növények érzéke-

nyebbek a magas hőmérséklet okozta oxidatív károsodásra, mint a normál szalicilsav szinttel rendelkező nem transzformált növények (LARKINDALE és KNIGHT 2002).

A *NahG* növények számos esetben érzékenyebbnak bizonyultak abiotikus stresszekkel szemben, mint a vad típusú növények, melynek oka lehet, hogy az akklimatizációs folyamathoz szalicilsav szükséges. Nagyobb mértékű abiotikus stresszre a vad típusú növények nekrotikus léziók kialakulásával reagáltak, mely a *NahG* növényekben elmaradt, így azok ellenállóbbnak bizonyultak.

A kísérletek értékelésekor azonban figyelni kell arra, hogy biztos a szalicilsav hiánya okozza-e a megfigyelt jelenséget a *NahG* növényekben, és nem a szalicilsav átalakulásakor keletkező katekol felhalmozódása. Legújabb eredmények azt mutatják, hogy a vad típusú *Arabidopsis* növényekben a katekol kezelés önmagában is a *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolica*-val szembeni rezisztencia elvesztését okozta, hasonlóképpen a *NahG* növényekhez (VAN WEES és GLAZEBROOK 2003).

Aktív oxigénformák szerepe a szalicilsav hatásmechanizmusában

A szalicilsav kezelés és az akklimatizációs folyamat közös tulajdonsága, hogy átmenetileg megemelik a hidrogénperoxid szintet, csökkentik a kataláz aktivitást. A szalicilsav kezelés nyomán megemelkedett hidrogénperoxid szintről feltételezik, hogy szerepe van a SAR kialakulásában és a PR fehérjék expressziójában (CHEN et al. 1993a). Más kutatók viszont nem figyeltek meg szignifikáns változást a hidrogénperoxid mennyiségében a SAR kialakulása során (NEUENSCHWANDER et al. 1995). A hidrogénperoxid szint növekedés főként a szalicilsav antioxidáns enzimekre gyakorolt hatásából ered (KLESSIG et al. 2000, GANESAN és THOMAS 2001).

A szalicilsav serkenti a Cu- és a Zn-szuperoxid-dizmutáz enzim aktivitását, mely hozzájárulhat a hidrogénperoxid szint emelkedéséhez (RAO et al. 1997). A guajakol-peroxidáz és a glutation reduktáz működését szintén serkenti a szalicilsav *in vivo* (DAT et al. 1998a, JANDA et al. 1999). A glutation-S-transzferáz (GST) enzim esetében nem egyértelmű a szalicilsav hatása. Az enzim *in vitro* aktivitását nem kompetitív módon gátolja a szalicilsav (WATAHIKI et al. 1995), míg expressziójára serkentő hatású. Egyes GST gének promóter régiójában szalicilsav rezponzív elemet találtak (as-1 elem), melyet a szalicilsav, illetve az auxin és a metil-jazmonát is reaktív oxigénformákon keresztül aktivál (GARRETÓN et al. 2002). Hosszantartó szalicilsav kezelés *Arabidopsis*-ban csökkentette a kataláz és az aszkorbát-peroxidáz aktivitását, és a hyperszenzitív reakcióhoz hasonló sejtelhaláshoz vezetett (RAO et al. 1997). Szintén csökkentette a kataláz és az aszkorbát-peroxidáz aktivitását a szalicilsav *Astragalus adsurgens* Pall. kalluszkultúrában, megnövelve ezáltal a hidrogénperoxid szintet (LUO et al. 2001).

A szalicilsavról bebizonyosodott, hogy képes közvetlenül a dohányból izolált kataláz enzimhez kötődni és gátolni annak működését (CHEN et al. 1993b, CONRATH et al. 1995). Számos más növényfaj esetén (pl. *Arabidopsis*, paradicsom, uborka) is kimutatták a szalicilsav *in vitro* katalázgátló hatását (SÁNCHEZ-CASAS és KLESSIG, 1994). A szalicilsav katalázgátló hatásáról feltételezik, hogy magyarázhatja a megnövekedett hidrogénperoxid szintet, és így szerepet játszik a SAR kialakulásában (CHEN et al. 1993a). Ennek ellenére még mindig kétséges a katalázgátlás jelentősége a rezisztencia indukciójában. Egyrészt mert a szalicilsav katalázkötése nem specifikus, más vastartalmú fehérjéhez is kötődik, pl. akonitázhoz (RÜFFER et al. 1995). Másrészt mivel nem minden növény eseté-

ben figyeltek meg egyértelmű gátlást. Dohányban mindegyik kataláz izoenzim gátolható szalicilsavval (DURNER és KLESSIG 1996). Kukoricában és rizsben viszont nem mutattak ki szignifikáns gátlást (SÁNCHEZ-CASAS és KLESSIG 1994). Kukorica scutellumból izolált CAT2 izoenzim aktivitásában az *in vitro* alkalmazott szalicilsav jelentős koncentrációban (1 mM) is csak enyhe gátlást (9%) váltott ki (GUAN és SCANDALIOS 1995). Későbbi munkák különbséget találtak a kataláz izoenzimok között szalicilsav iránti érzékenységekben, mind kukorica, mind rizs esetében. A kukorica CAT1 izoenzimének aktivitásában 2 mM szalicilsav nagy mértékű (kb. 60%) nem-kompetitív gátlást eredményezett, míg a CAT2 esetében a gátlás kompetitív volt és gyenge (20%) (HORVÁTH et al. 2002). Rizsben a CATA izoenzim aktivitása nem gátlódott szalicilsav hatására, míg a CATb igen (CHEN et al. 1997). Mind a kukorica CAT1 izoenzime, mind a rizs CATb izoenzime, melyek szalicilsav érzékenyek, nagyobb szekvencia homológiát mutatnak a dohány katalázzal, mely szintén jelentős szalicilsav gátlással bír. A különböző kataláz izoenzimok szövetspecifikus expressziója különbséget eredményezhet a szalicilsav adott szövetben kifejtett hatásában, amennyiben a kataláz valóban szerepet játszik a szalicilsav hatásának közvetítésében.

A katalázgátlás mechanizmusát illetően feltételezik, hogy a szalicilsav mint elektron-donor a katalázt lassabb, peroxidatív útra tereli. Alacsonyabb hidrogénperoxid szint mellett ez gátlásként jelentkezik, míg káros szintű hidrogénperoxid ellen védi az enzimet (DURNER és KLESSIG 1996). A katalázgátlás során azonban a szalicilsav szabadgyökké alakul, amely a továbbiakban lipidperoxidációt okozhat. Mind a katalázgátlás nyomán megemelkedett hidrogénperoxid szintről, mind a gátlás során keletkező lipidperoxidokról feltételezik, hogy részt vesznek a szalicilsav-függő rezisztencia kialakulásának jelátviteli folyamatában (ANDERSON 1998).

A szalicilsav, illetve biológiailag aktív analógjai lipidperoxidációt okoznak dohány sejtszuspenziós kultúrában (ANDERSON et al. 1998). Szalicilsav kezelés *Arabidopsis*-ban is lipidperoxidációt okozott, valamint fehérjék oxidatív károsodásához, illetve klorofill- és karotinizomerek kialakulásához vezetett. Hidrogénperoxid kezelés önmagában nem okozott ugyanilyen mértékű károsodást a membránokban és fehérjékben. Dimetil-tiourea, mely csökkentette a hidrogénperoxid szintet, mérsékelte a szalicilsav kezelés károsító hatását (RAO et al. 1997). Hasonló megfigyelést tettek a szalicilsav szomatikus-embriogenezisre gyakorolt indukcióját vizsgálva *Astragalus adsurgens* Pall. kalluszkultúrában is. A szalicilsav (0,2 mM) megnövelte az endogén hidrogénperoxid szintet. Különböző adottságú hidrogénperoxid azonban nem helyettesítette teljes mértékben a szalicilsav hatását. Dimetil-tiourea mérsékelte viszont a szalicilsav hatását a hidrogénperoxid szint csökkentése által (LUO et al. 2001). Tehát a szalicilsav hatásnak csak részben a hidrogénperoxid a közvetítője. A hidrogénperoxid mellett szerepet játszhat a kataláz gátlásakor keletkező szalicilsav-szabadgyök és az általa okozott lipidperoxidáció is (KLESSIG et al. 2000).

Nemcsak a szalicilsav hatására nő meg a reaktív oxigénformák mennyisége a sejtben, hanem bizonyítékok szólnak amellett is, hogy a reaktív oxigénformák szalicilsav felhalmozódást okoznak (LEÓN et al. 1995, ENYEDI 1999). Ez a megfigyelés vezetett egy öngerjesztő szalicilsav-hidrogénperoxid ciklus hipotéziséhez, amely ciklus a reaktív oxigénformák felhalmozódását és a sejt halálát eredményezi (VAN CAMP et al. 1998).

Az eredményekből kitűnik, hogy az abiotikus és biotikus stresszrezisztencia mechanizmusának számos közös pontja van. Mindkét folyamatban kulcsszerepet játszik a szalicil-

savnak és az aktív oxigénformáknak. A hasonlóságok mellett azonban egyedi vonásokat is mutatnak, így felvetődik a kérdés, hogy egyidejű biotikus és abiotikus stressz esetén hogyan integrálódik a kétféle válaszreakció (MITTLER 2002).

IRODALOM – REFERENCES

- ANANIEVA E.A., ALEXIEVA V.S., POPOVA L.P. 2002: Treatment with salicylic acid decreases the effects of paraquat on photosynthesis. *J. Plant Physiol.* 159: 685–693.
- ANDERSON M.D., CHEN Z., KLESSIG D.F. 1998: Possible involvement of lipid peroxidation in salicylic acid-mediated induction of PR-1 gene expression. *Phytochem.* 47: 555–566.
- BORSANI O., VALPUESTA V., BOTELLA M.A. 2001: Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol.* 126: 1024–1030.
- CHEN Z., SILVA H., KLESSIG D.F. 1993a: Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid. *Science* 262: 1883–1886.
- CHEN Z., RICIGLIANO J.R., KLESSIG D.F. 1993b: Purification and characterization of a soluble salicylic acid binding protein from tobacco. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 9533–9537.
- CHEN Z., IYER S., CAPLAN A., KLESSIG D.F., FAN B. 1997: Differential accumulation of salicylic acid and salicylic acid-sensitive catalase in different rice tissues. *Plant Physiol.* 114: 193–201.
- CONRATH U., CHEN Z., RICIGLIANO J.R., KLESSIG D.F. 1995: Two inducers of plant defense responses, 2,6-dichloroisonicotinic acid and salicylic acid, inhibit catalase activity in tobacco. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 7143–7147.
- CRONJE M.J., BORNMAN L. 1999: Salicylic acid influences Hsp70/Hsc70 expression in *Lycopersicon esculentum*: Dose- and time-dependent induction or potentiation. *Biochem. Biophys. Res. Com.* 265: 422–427.
- DAT J.F., LOPEZ-DELGADO H., FOYER C.H., SCOTT I.M. 1998a: Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. *Plant Physiol.* 116: 1351–1357.
- DAT J.F., FOYER C.H., SCOTT I.M. 1998b: Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings. *Plant Physiol.* 118: 1455–1461.
- DAT J.F., LOPEZ-DELGADO H., FOYER C.H., SCOTT I.M. 2000: Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco. *J. Plant Physiol.* 156: 659–665.
- DURNER J., KLESSIG D.F. 1996: Salicylic acid is a modulator of tobacco and mammalian catalases. *J. Biol. Chem.* 271: 28492–28501.
- ENYEDI A.J., YALPANI N., SILVERMAN P., RASKIN I. 1992: Localization, conjugation, and function of salicylic acid in tobacco during the hypersensitive reaction to tobacco mosaic virus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 2480–2484.
- ENYEDI A.J. 1999: Induction of salicylic acid biosynthesis and systemic acquired resistance using the active oxygen species generator rose bengal. *J. Plant Physiol.* 154: 106–112.
- GAFFNEY T., FRIEDRICH L., VERNOOIJ B., NEGROTTO D., NYE G., UKNES S., WARD E., KESSMANN H., RYALS J. 1993: Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. *Science* 261: 754–756.
- GANESAN V., THOMAS G. 2001: Salicylic acid response in rice: influence of salicylic acid on H₂O₂ accumulation and oxidative stress. *Plant Sci.* 160: 1095–1106.
- GARRETÓN V., CARPINELLI J., JORDANA X., HOLUIGUE L. 2002: The as-1 promoter element is an oxidative stress-responsive element and salicylic acid activates it via oxidative species. *Plant Physiol.* 130: 1516–1526.
- GLASS A.D.M. 1973: Influence of phenolic acids on ion uptake. I. Inhibition of phosphate uptake. *Plant Physiol.* 51: 1037–1041.
- GLASS A.D.M. 1974a: Influence of phenolic acids on ion uptake. III. Inhibition of potassium absorption. *J. Exp. Bot.* 25: 1104–1113.
- GLASS A.D.M. 1974b: Influence of phenolic acids on ion uptake. IV. Depolarization of membrane potentials. *Plant Physiol.* 54: 855–858.
- GUAN L., SCANDALIOS J.G. 1995: Developmentally related responses of maize catalase genes to salicylic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 5930–5934.

- HAMADA A.M. 1998: Effects of exogenously added ascorbic acid, thiamin or aspirin on photosynthesis and some related activities of drought-stressed wheat plants. In: *Photosynthesis: Mechanisms and Effects* (Ed.: GARAB G.). Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Vol. 4, pp. 2581–2584.
- HORVÁTH E., JANDA T., SZALAI G., PÁLDI E. 2002: In vitro salicylic acid inhibition of catalase activity in maize: differences between the isozymes and a possible role in the induction of chilling tolerance. *Plant Sci.* 163: 1129–1135.
- JAIN A., SRIVASTAVA H.S. 1981: Effect of salicylic acid on nitrate reductase activity in maize seedlings. *Physiol. Plant.* 51: 339–342.
- JANDA T., SZALAI G., TARI I., PÁLDI E. 1999: Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effect of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants. *Planta* 208: 175–180.
- JANDA T., SZALAI G., ANTUNOVICS ZS., HORVÁTH E., PÁLDI E. 2000: Effect of benzoic acid and aspirin on chilling tolerance and photosynthesis in young maize plants. *Maydica* 45: 29–33.
- KANG H.M., SALTVEIT M.E. 2002: Chilling tolerance of maize, cucumber and rice seedling leaves and roots are differentially affected by salicylic acid. *Physiol. Plant.* 115: 571–576.
- KLESSIG D. F., DURNER J., NOAD R., NAVARRE D.A., WENDEHENNE D., KUMAR D., ZHOU J.M., SHAH J., ZHANG S., KACHROO P., TRIFA Y., PONTIER D., LAM E., SILVA H. 2000: Nitric oxid and salicylic acid signalling in plant defense. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 8849–8855.
- KLING G.J., MEYER M.M. 1983: Effect of phenolic compounds and indolacetic acid on adventitious root initiation in cuttings of *Phaseolus aureus*, *Acer saccharinum*, and *Acer griseum*. *Hort. Sci.* 18: 352–354.
- KNÖRZER O.C., LEDERER B., DURNER J., BÖGER P. 1999: Antioxidative defense activation in soybean cells. *Physiol. Plant.* 107: 294–302.
- LAMARCK J.B. 1778: In: *Flore Francaise* 3. L'Emprimerie Royale, Paris, pp. 537–539.
- LANCE C. 1972: La respiration de l'*Arum maculatum* au cours du developpement de l'inflorescence. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg. Ser.* 12 13: 477–495.
- LARKINDALE J., KNIGHT M.R. 2002: Protection against heat stress-induced oxidative damage in arabidopsis involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid. *Plant Physiol.* 128: 682–695.
- LARQUE-SAAVEDRA A. 1978: The antitranspirant effect of acetylsalicylic acid on *Phaseolus vulgaris* L. *Physiol. Plant.* 43: 126–128.
- LARQUE-SAAVEDRA A. 1979: Stomatal closure in response to acetylsalicylic acid treatments. *Z. Pflanzenphysiol.* 93: 371–375.
- LEE H., LEÓN J., RASKIN I. 1995: Biosynthesis and metabolism of salicylic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 4076–4079.
- LEÓN J., LAWTON M.A., RASKIN I. 1995: Hydrogen peroxide stimulates salicylic acid biosynthesis in tobacco. *Plant Physiol.* 108: 1673–1678.
- LOPEZ-DELGADO H., DAT J.F., FOYER C.H., SCOTT I.M. 1998: Induction of thermotolerance in potato microplants by acetylsalicylic acid and H₂O₂. *J. Exp. Bot.* 49: 713–720.
- LUO J.P., JIANG S.T., PAN L.J. 2001: Enhanced somatic embryogenesis by salicylic acid of *Astragalus adsurgens* Pall.: relationship with H₂O₂ production and H₂O₂-metabolizing enzyme activities. *Plant Sci.* 161: 125–132.
- MALAMY J., CARR J.P., KLESSIG D.F., RASKIN I. 1990: Salicylic acid: A likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science* 250: 1002–1004.
- MEEUSE B.J.D., RASKIN I. 1988: Sexual reproduction in the arum lily family with emphasis on thermogenicity. *Sex. Plant Reprod.* 1: 3–15.
- METRAUX J.-P., SIGNER H., RYALS J., WARD E., WYSS-BENZ M., GAUDIN J., RASCHDORF K., SCHMID E., BLUM W., INVERARDI B. 1990: Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science* 250: 1004–1006.
- METWALLY A., FINKEMEIER I., GEORGI M., DIETZ K.-J. 2003: Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant. Physiol.* 132: 272–281.
- MISHRA A., CHOUDHURI M.A. 1997: Ameliorating effects of salicylic acid on lead and mercury – induced inhibition of germination and early seedling growth of two rice cultivars. *Seed Sci. and Technol.* 25: 263–270.
- MITTLER R. 2002: Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7: 405–410.
- NÉMETH M., JANDA T., HORVÁTH E., PÁLDI E., SZALAI G. 2002: Exogenous salicylic acid increases polyamine content but may decrease drought tolerance in maize. *Plant Sci.* 162: 569–574.
- NEUENSCHWANDER U., VERNOOIJ B., FRIEDRICH L., UKNES S., KESSMANN H., RYALS J. 1995: Is hydrogen peroxide a second messenger of salicylic acid in systemic acquired resistance? *Plant J.* 8: 227–233.

- PANCHEVA T.V., POPOVA L.P. 1998: Effect of salicylic acid on the synthesis of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in barley leaves. *J. Plant Physiol.* 152: 381–386.
- RAI V.K., SHARMA S.S. AND SHARMA S. 1986: Reversal of ABA-induced stomatal closure by phenolic compounds. *J. Exp. Bot.* 37: 129–134.
- RAKWAJ R., AGRAVAL G.K., AGRAVAL V.P. 2001: Jasmonate, salicylate, protein phosphatase 2A inhibitors and kinetin up-regulate OsPR5 expression in cut-responsive rice (*Oryza sativa*). *J. Plant Physiol.* 158: 1357–1362.
- RAO M.V., PALIYATH G., ORMROD D.P., MURR D.P., WATKINS C.B. 1997: Influence of salicylic acid on H₂O₂ production, oxidative stress, and H₂O₂-metabolizing enzymes. *Plant Physiol.* 115: 137–149.
- RAO M.V., DAVIS K.R. 1999: Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in *Arabidopsis*: the role of salicylic acid. *Plant J.* 17: 603–614.
- RAO M.V., LEE H.I., CREELMAN R.A., MULLET J.E., DAVIS K.R. 2000: Jasmonic acid signaling modulates ozone-induced hypersensitive cell death. *Plant Cell* 12: 1633–1646.
- RASKIN I. 1992: Role of salicylic acid in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.* 43: 439–463.
- RASKIN I., EHLMANN A., MELANDER W.R., MEEUSE B.J.D. 1987: Salicylic acid: a natural inducer of heat production in *Arum lilies*. *Science* 237: 1601–1602.
- RHOADS D.M., MCINTOSH L. 1992: Cytochrome and alternative pathway respiration in tobacco. Effects of salicylic acid. *Plant Physiol.* 103: 877–883.
- RÜFFER M., STEIPE B., ZENK M.H. 1995: Evidence against specific binding of salicylic acid to plant catalase. *FEBS Letters* 377: 175–180.
- SAHU G.K., KAR M., SABAT S.C. 2002: Electron transport activities of isolated thylakoids from wheat plants grown in salicylic acid. *Plant Biol.* 4: 321–328.
- SÁNCHEZ-CASAS P., KLESSIG D.F. 1994: A salicylic acid-binding activity and a salicylic acid-inhibitable catalase activity are present in a variety of plant species. *Plant Physiol.* 106: 1675–1679.
- SENARATNA T., TOUCHELL D., BUNN E., DIXON K. 2000: Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regul.* 30: 157–161.
- SHARMA Y.K., LEÓN J., RASKIN I., DAVIS K.R. 1996: Ozone-induced responses in *Arabidopsis thaliana*: The role of salicylic acid in the accumulation of defense-related transcripts and induced resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 5099–5104.
- STROBEL N.E., KUC A. 1995: Chemical and biological inducers of systemic acquired resistance to pathogens protect cucumber and tobacco from damage caused by paraquat and cupric chloride. *Phytopathol.* 85: 1306–1310.
- VAN CAMP W., VAN MONTAGU M., INZÉ D. 1998: H₂O₂ and NO: redox signals in disease resistance. *Trends Plant Sci.* 3: 330–334.
- VAN WEES S.C.M., GLAZEBROOK J. 2003: Loss of non-host resistance of *Arabidopsis* NahG to *Pseudomonas syringae* pv. *Phaseolicola* is due to degradation products of salicylic acid. *Plant J.* 33: 733–742.
- VERNOOIJ B., FRIEDRICH L., MORSE A., REIST R., KOLDITZ-JAWHAR R., WARD E., UKNES S., KESSMANN H., RYALS J. 1994: Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance but is required in signal transduction. *Plant Cell* 6: 959–965.
- WATAHIKI M. K., MORI H., YAMAMOTO K. T. 1995: Inhibitory effects of auxins and related substances on the activity of an *Arabidopsis* glutathione S-transferase isozyme expressed in *Escherichia coli*. *Physiol. Plant.* 94: 566–574.
- YALPANI N., ENYEDI A.J., LEÓN J., RASKIN I. 1994: Ultraviolet light and ozone stimulate accumulation of salicylic acid, pathogenesis-related proteins and virus resistance in tobacco. *Planta* 193: 372–376.
- YALPANI N., SILVERMAN P., WILSON T. M. A., KLEIER D. A., RASKIN I. 1991: Salicylic acid is a systemic signal and an inducer of pathogenesis-related proteins in virus-infected tobacco. *Plant Cell* 3: 809–818.

ROLE OF SALICYLIC ACID IN THE INDUCTION OF ABIOTIC STRESS TOLERANCE

E. Horváth, G. Szalai, M. Pál, E. Páldi, and T. Janda

Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences, H-2462 Martonvásár, POB 19.

Accepted: 3 September 2003

Keywords: abiotic stress, active oxygen species, antioxidant enzymes, hydrogen peroxide, oxidative stress, salicylic acid

In recent decades considerable attention has been paid to the role of salicylic acid as a signal transmitter in the development of biotic stress resistance. In addition, however, it has been shown to have many other effects, such as the induction of heat production through the stimulation of alternative oxidase activity. In recent years there is growing evidence that it plays a role in defence against not only biotic, but also various types of abiotic stress factors. The present review primarily summarises results obtained in this field.

ÉLETTANI MEGKÖZELÍTÉSEK GAZDASÁGI NÖVÉNYEINK SZÁRAZSÁGTŰRÉSÉNEK GENETIKAI TRANSZFORMÁCIÓVAL TÖRTÉNŐ JAVÍTÁSÁRA

TARI IRMA, CSISZÁR JOLÁN, GALLÉ ÁGNES, BAJKÁN SZILVIA, SZEPESI ÁGNES
és VASHEGYI ÁGNES

Szegedi Egyetem, Természettudományi Kar, Növényélettani Tanszék
6701 Szeged, Egyetem u. 2., Pf. 654
drótposta cím: tari@bio.u-szeged.hu

Elfogadva: 2003. július 15.

Kulcsszavak: abszcizinsav bioszintézis enzimei, jelátvitelben szereplő intermedierek, ozmotikumok szintézisének kulcsenzimei, szárazságtűrés, a széndioxid fixálás C_4 -es útjának enzimei, transzgénikus növények

Összefoglalás: A növények termésmennyiségét az örökletes tulajdonságokon kívül a környezeti tényezők határozzák meg. Különösen fontos a kedvezőtlen külső feltételek, így elsősorban a szárazságstressz melletti termésstabilitás. Bár a szárazságtűrés összetett tulajdonság, a növények stresszrezisztenciája egy vagy néhány fontos védő hatású proteint kódoló gén beépítésével is javítható. A természetben kialakult adaptív stratégiák, így a vízvesztés elkerülése, a vízpotenciál csökkenésének tolerálása és a száraz periódus előtt befejezett életciklus eredményesen módosítható idegen gének beépítésével és expresszáltatásával transzgénikus növényekben, azonban a laboratóriumban jól működő transzgénikus növénytől még hosszú út vezet a szántóföldön is jó eredményt hozó fajtáig.

Bevezetés

Gazdasági növényeink tradicionális nemesítése hosszú és fáradságos munkával történt, az ember környezetében található és a termesztés szempontjából előnyös tulajdonságokkal rendelkező vad fajok kiválogatásával, majd később a jó termőképességű fajták keresztezésével. A 20. században a termésmennyiség fokozását az eredetileg meglévő, relatíve szegény genetikai anyag maximális kihasználása mellett a műtrágyázással, a növényvédő-, gomba- és rovarölőszerek rendszeres alkalmazásával érték el (RASMUSSEN et al. 1998). Mivel a nemesítés célja a termés mennyiségének és minőségének javítása, a különböző stresszhatások melletti, elsősorban az aszályos években elérhető termésstabilitás az egyik legfontosabb szempont a nemesítők számára. A 21. században az emberiség létszáma elérheti a 8 milliárdot, ezért megőrizve a klasszikus nemesítési eljárásokat, új módszerek szükségesek, és a molekuláris biológiai technikák fejlődése következtében rendelkezésre is állnak a gazdasági növények molekuláris biológiai megközelítéssel alapuló nemesítésére és a terméshozamok növelésére. Egyre több növény, köztük a gazdaságilag igen fontos rizs és kukorica genomjának szekvenanciaanalízise válik teljessé (MIFLIN 2000), így szekvenciahomológiák alapján az ismeretlen funkciójú génszakaszok összehasonlíthatóak ismert funkcióval rendelkező génekkel, majd a génhez a

funkció hozzárendelhető. A nemesítés szempontjából fontos tulajdonságot hordozó géneknek az egyes kromoszómákon való elhelyezkedését a genetikai térképek adják meg. A molekuláris marker-alapú szelekció lehetővé teszi egyes stresszrezisztenciáért felelős génszakaszok hatékony kiszűrését. A nemesítési eljárások célja tehát az, hogy egyedi tulajdonságot hordozó géneket, géncsoportokat juttasson egy másik faj/fajta génkészletébe. A megfelelő gének és azok szabályozott működését biztosító DNS-régiók, a promóterek, terminációs szekvenciák izolálása és azonosítása után ez ma már génsebészeti módszerekkel is általános gyakorlatnak tekinthető.

Jelen összefoglaló tárgyat a szárazságtűrés fokozásának idegen gének beépítésével történő lehetőségei képezik. Fokozott szárazság- és ozmotikus stresszrezisztenciával rendelkező transzformáns növények gyakorlati alkalmazhatóságáról a közelmúltban jelent meg kiváló magyar nyelvű összefoglaló, (DUDITS és HESZKY 2000) ezért az ott leírtakat csak érintőlegesen szeretnénk ismertetni, és az azóta megjelent eredményekkel kiegészíteni.

A vízhiány kialakulása a növényekben

Vízhiányról akkor beszélünk, ha a növény vízigénye meghaladja a vízellátottságot. A talaj-növény-levegő rendszerben a vízmozgást a vízpotenciál csökkenő grádiense határozza meg. Ha egy meleg nyári napon a megnövekedett transzspiráció következtében a levél vízpotenciálja csökken, jó talaj vízellátottság mellett a levél vízhiánya azonnal pótlódik, míg a talaj vízpotenciáljának csökkenése esetén a gyökér, majd a levél vízpotenciáljának további csökkenésére van szükség ahhoz, hogy a száradó talajból vízfelvétel váljék lehetségessé. A jól öntözött növények $-0,2$ – $-0,6$ MPa-os vízpotenciálja mérsékelt vízstressz esetén $-1,0$ – $-1,5$ MPa-ra csökken, erős vízhiány mellett fajtól függően $-2,0$ – $-6,0$ MPa érték is kialakulhat, az utóbbi egyes sivatagi növények esetében. A vízhiány azonnal hatással van a sejtmegnyúlásra. A hajtásnövekedés érzékenyebben reagál a vízpotenciál csökkenésére, mint a gyökérmegnyúlás, és még a levelek vízpotenciáljának csökkenése előtt bekövetkezhethet a növekedésgátlás (SAAB et al. 1990). A sejtosztódás, a fehérjeszintézis és a fotoszintézis csak nagyobb vízhiánynál mérséklődik. A turgescens állapot és a transzspiráció fenntartása alapvetően szükséges a szárazság sikeres elviseléséhez. Ha a talaj víztartalma csökken, a levelek vízpotenciáljának megőrzése a gyors sztomazáródás mellett a vízfelvétel fokozásával történhet, amelyre lehetőséget ad a plazmamembrán vízvezető képességének növekedése a gyökérsejtekben vagy az ozmotikus adaptáció a növény szöveteiben. Ez utóbbi az ozmotikus potenciálnak a sejtek vízvesztésétől független csökkenését jelenti, aminek oka az ozmotikumként szolgáló komponensek felvétele vagy *de novo* szintézise. Ozmotikus adaptáció akkor következik be, ha a vízpotenciál csökkenése egy bizonyos értéknél, leggyakrabban $0,1$ MPa nap^{-1} értéknél nagyobb. Nagyon gyors deszikkáció ugyanakkor nem vezet ozmotikus adaptációhoz. A vízállapot fenntartása részlegesen elérhető a sejtek térfogati gyarapodásának (megnyúlás, felületi növekedés) csökkenésével is. Az ozmotikus adaptáció mellett egyes fajoknál a falnyomás potenciál megőrzése a sejtfal elasztikusságának fenntartásával, és az ennek következtében kialakuló térfogati adaptációval is történhet, aminek következtében a citoplazma vízvesztése után is fennmarad a sejtek turgora. Ez utóbbi különösen fászfű növényeknél gyakori, ahol az ozmotikus adaptáció kicsi vagy egyáltalán nem történik meg (FAN et al. 1994). A csökkent levélfelület és a hajtás csökkent növekedési sebessége a vízvesztés mérséklésének egyik leghatékonyabb módja.

Az abszcizinsav (ABS) az egyik legfontosabb növényi hormon, amely szerepet játszik a növény szárazságtűrésének fokozásában és a stresszre adott válaszreakciók indukciójában. Szintézise vízhiány hatására $-0,85$ és $-1,2$ MPa vízpotenciál intervallumban kezd fokozódni búzában (WRIGHT 1977). A hajtásban szintetizálódó ABS közvetíti a szárazságra adott növényi válaszreakciók egy részét, így a csökkent hajtásnövekedést, a sztóma záródását, de ugyanakkor a reprodukzív folyamatok, a terméskötés hatékonysága szempontjából a magas ABS tartalom nem előnyös. A kiszáradásra különösen a pollenanyasejtek érzékenyek, így a szárazságstressz gyakran együttjár a hímsterilitás kialakulásával. A gyökerekben szárazság hatására szintetizálódott ABS ugyanakkor fokozza a gyökerek megnyúlását, a gyökérsejtek plazmalemmájának vízvezetőképességét, és a xilémen keresztül a hajtásba transzportálódva sztómazáródást is okoz (SHARP és LENOBLE 2002).

A szárazságstressz a Föld mezőgazdasági művelés alatt álló területének nagy részén periódusosan, a száraz évszakhoz kapcsolódóan tér vissza, másutt, különösen a mérsékelt övi kontinentális éghajlaton a száraz periódusok esetlegesen, az év különböző szakaszaiban alakulhatnak ki. Különösen nagy termés kiesést okozhat az egyes fejlődési stádiumokhoz kapcsolódó, például a búzában a vetés után, a szárbaszökés végén és a szem feltöltődési periódusában jelentkező vízhiány. A szárazságstressz előrehozhatja egyes fajok, mint például a búza virágzását, míg más fajoknál, így a rizsnél virágzást késleltető hatású is lehet. A szárazság a gabonafélékben lerövidíti a szemfeltöltés időtartamát is, ezáltal a termés csökkenéséhez vezet. A környezet vízpotenciáljának csökkenésekor kialakuló növényi válaszreakciók molekuláris biológiai, biokémiai és fiziológiai-, illetve sejt-, szövet és szervszinten vizsgálhatók és a változások az egyedfejlődés folyamataira is hatással lehetnek.

Az ozmotikus stressz érzékelése és a jelátviteli folyamatok

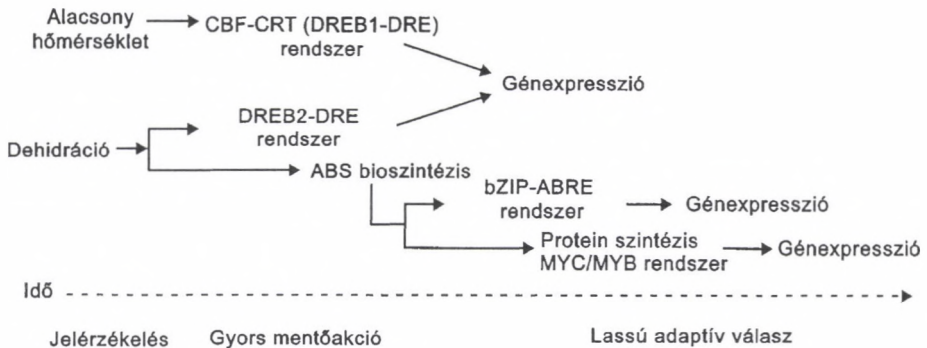
Ozmotikus stressz a legtöbb abiotikus stresszor hatására fellép, így a szárazságon kívül a sóstressz, az alacsony és magas hőmérsékleti stressz és a fagypont alatti hőmérsékletek is vízhiányt okoznak.

Vízhiány hatására ABS-függő és az ABS-től függetlenül aktiválódó jelátviteli utakat azonosítottak (ISHITANI et al. 1997; SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI 2000).

A magasabbrendű növények ozmoszenzorairól csak szórványos ismeretekkel rendelkezünk, és ismeretlen az ABS receptora is. Az alacsony külső ozmotikus potenciál érzékelésére *Arabidopsis*-ban egy feltételezett ozmoszenzor, az AtHK1 transzmembrán fehérje szolgál, amely kétkomponensű hibrid hisztidin kináz típusú receptor. Az AtHK1 fehérje az apoplazmatikus ozmotikus potenciál változását érzékelő jelátviteli rendszer első eleme, amely stresszként nem ható ozmotikus viszonyok mellett foszfát-transzferrel inaktiválja a HOG1 MAP kináz jelátviteli utat a citoplazmában. A külső közeg ozmolaritásának növekedésével azonban az ATHK1 inaktiválódik, ami a foszforiláció elmaradásával aktiválja a HOG1 MAPK kaskádöt, lehetővé téve ezáltal a szárazság-indukálta gének expresszióját (URAO et al. 1999). Az ABS-független utak közül az egyikben az ún. szárazság válaszlemekhez kötődő fehérje faktorok és homológjaik (drought response element binding protein, DREB1A, B, C valamint DREB2A és B) aktiválódnak. Ezek közül a DREB1 és homológjai a hidegkezelésre, míg a DREB2 az ozmotikus stresszre specifikus, és kötődik a szárazságra indukálódó gének promótereinek cisz-ható, ún DRE

elemeihez (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI 2000). A dehidráció hatására az ABS bioszintézis egyes enzimeinek transzkripciója is aktiválódik.

A vízhiányra adott válaszreakciók más részét az ABS által indukált jelátviteli utak aktiválják. Az ABS koncentráció növekedésével szárazságstressz esetén is lehetőség van egymástól független szignál transzdukciós utak megnyitására. A két út kétféle transzkripciós faktor aktiválódásához vezet, az egyikben egy bZIP faktor a promóter ABRE válaszelemeihez (ABRE, abscisic acid-responsive) kötődik, míg a másik út esetén az újonnan szintetizálódó MYC/MYB transzkripciós faktorok által aktiválódó promóterekben nincsenek ABRE-elemek (1. ábra).



1. ábra. Az alacsony hőmérsékleti stressz és a dehidráció hatására abszcizinsavtól (ABS) független és ABS-függő jelátviteli utak aktiválódnak, ami az idő függvényében lépcsőzetes génexpresszióhoz vezet. Az ABS-től függetlenül, dehidráció vagy alacsony hőmérséklet hatására aktiválódó célgének promóterében találjuk a DRE/CRT (dehydration-responsive element/C-repeat) cisz-ható elemeket, amihez a vízhiány hatására aktiválódó DREB/CBF (DRE-binding proteins/C-repeat binding factors) fehérje faktorok kapcsolódnak. A dehidráció indukálja az ABS bioszintézist is. A megnövekedett ABS koncentráció hatására expresszálnak a fehérjeszintézist nem igénylő primér, és az újonnan szintetizálódó MYC/MYB transzkripciós faktorok által bekapcsolt szekundér válaszgének (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI nyomán 2000)

Figure 1. In response to cold and drought stress a stepwise induction of abscisic acid (ABA) independent and dependent signal transduction pathways occurs. Regulation of the DREB/CBF genes is an early response, and the DREB/CBF proteins induce the transcription of the target genes containing DRE/CRT element in their promoter. Osmotic stress induces the biosynthesis of ABA resulting in the expression of the primary and secondary target genes of the hormone (After SHINOZAKI and YAMAGUCHI-SHINOZAKI 2000).

A különböző abiotikus stresszorok hatására aktiválódó jelátviteli utak gyakran átfedést mutatnak, így azonos génexpressziós változáshoz vezethetnek, egymás hatását erősíthetik vagy éppen kiolthatják. A jelátviteli utak közötti kölcsönhatást olyan szisztemikus jelmolekulák is közvetíthetik, mint a H_2O_2 , amely legtöbb abiotikus stresszor hatására másodlagosan kialakuló oxidatív stressz eredményeként halmozódik fel, és a stimulált szövetekből kidiffundálva távoli szervekben is kiváltja a válaszreakciókat (KNIGHT és KNIGHT 2001).

Az ozmotikus stresszre adott válaszreakciók jelátviteli komponensei között speciális Ca^{2+} -függő protein kinázok (CDPK), mitogén aktiválta protein kinázok (MAPK), és SNF-szerű kinázok is szerepelnek (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI 2000). Hiper-ozmolaritás hatására Arabidopsisban egy MAP kináz-szerű protein kináz, a szalicilsav-indukálta protein kináz is aktiválódik (MIKOLAJCZYK et al. 2000).

A szárazságstressz is okoz átmeneti szabad citoplazmatikus Ca^{2+} koncentráció növekedést, lehetővé téve ezáltal a Ca^{2+} -függő jelátviteli utak aktiválódását (KNIGHT 2000).

A szárazságstressz hatására indukálódó gének

A szárazságstressz hatására indukálódó fehérjék öt fő csoportba sorolhatók (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI 1997; YAMAGUCHI-SHINOZAKI et al. 2002), ezek:

- az ozmotikus adaptációhoz szükséges molekulák (cukrok, cukorpolimerek, cukoralkoholok, prolin, glicinbetain) szintéziséhez szükséges kulcsenzimek,
- a sejtmembrán integritásának megőrzését szolgáló proteinek (a sejtmembrán és a makromolekulák szerkezetét védő LEA proteinek), a plazmalemma hidraulikus konduktivitását növelő aquaporinok valamint egyéb transzportfehérjék (cukor- és prolin transzporterek),
- az oxidatív stressz kivédésében szerepet játszó enzimek (mint például a szuperoxid dizmutáz, glutation S-transzferáz, szolubilis epoxid hidroláz),
- molekuláris chaperonok, ubiquitin-közvetített proteinbontásban szereplő fehérjék, proteázok
- az akklimatizációt szabályozó hormonok (pl. ABS) bioszintézisének kulcsenzimeai (XIONG et al. 2002), valamint a jelátviteli útban szereplő molekulák csoportja (pl. kinázok, foszfatázok, transzkripció faktorok, a foszfolipid metabolizmus enzimeai) (BRAY 1997; MIZOGUCHI et al. 1997).

A szárazságstresszel szemben kialakult növényi válaszreakciók fő típusai

A gazdasági növények vízigénye és a terméshozama között igen egyszerű az összefüggés (PASSIOURA 1977):

terméshozam = teljes szezonális transzspiráció \times vízhasznosítási hatékonyság \times termésindex,

ahol a vízhasznosítási hatékonyság az egy mól CO_2 fixációhoz szükséges víz mennyiségét adja meg mólokban, a termésindex pedig a gazdaságilag hasznos terméshozam és a teljes föld feletti biomassa hányadosa. A termés mennyisége tehát szoros összefüggést mutat a felhasznált víz mennyiségével. Ennek következtében a modern, nagy terméshozamú fajták esetében a vízkonzerváló természeti stratégiák nem alkalmazhatók. Másrészt a szárazságtűrő genotípusok általában kisebb terméshozammal rendelkeznek jó vízellátottságú években, termesztésük csak aszályos években jár előnnyel. Rendkívül fontos tehát annak megtervezése, hogy melyek azok a tulajdonságok egy adott gazdasági növény esetében, amelyek vízhiány esetén jó termést eredményeznek.

A növények egy része a talaj vízpotenciáljának csökkenése ellenére képes a szövetek vízpotenciáljának megőrzésére. Ezt a stratégiát az irodalomban a vízvesztés elkerülésének (drought avoidance) nevezik, más szerzők szívesebben használják „a szövetek vízvesztésének késleltetése” megjelölést. A második csoportba a szövetek vízpotenciáljának jelentős csökkenését toleráló növények tartoznak, míg a harmadik csoportba azokat a fajokat/biotípusokat sorolták, amelyek termést hoznak és befejezik életciklusukat az aszály bekövetkezése előtt (drought escape, szökés a szárazság elől). Gazdasági növé-

nyeink között mindhárom stratégia megtalálható. Tipikusan izohidrikus növény a szőlő (FLEXAS és MEDRANO 2002), de búza és rizs fajták között is vannak a vízvesztés elkerülésének vagy tolerálásának stratégiáját sikeresen alkalmazó genotípusok (XU és ISHII 1996, FUJII és HORIE 2001), míg a ciroknál és a kukoricánál a korai virágzást mutató fajták (hibridek) lehetnek előnyösek (BRUCE et al. 2002).

Vannak olyan tulajdonságok, amelyek vízhiány hatására minden növényen kialakulnak. Ilyenek a növekedés gátlása, a levélfelület csökkenése, a hervadás, szélsőséges esetben a levél öregedése, a levélleválás. Általánosan elfogadott az a koncepció is, hogy az egyedfejlődés korai szakaszában erőteljes növekedést mutató fajták az ezt követő szárazságot is jobban bírják, tehát a fiatalkori, vegetatív fejlődés során mutatott vigor a termés-képzés szakaszában is előnyös.

A szárazságtűrés fő stratégiai különböző tulajdonságokkal kapcsolhatók, amelyek mind a gyökérrendszer, mind a hajtás esetében jellegzetesek. A vízhiányt elkerülő fajok, fajták mélyreható, vastag gyökérrzel rendelkeznek, amelyek viszonylag könnyedén belenőnek nagy ellenállású talajokba. Ugyanakkor ezek a fajok a környezetben rendelkezésre álló vizet jól kihasználják, szárazság esetén növelik a gyökérsejtek membránjainak hidraulikus konduktivitását. Ha a búza szeminális gyökerei csökkent átmérőjű xilem elemekkel rendelkeznek, akkor nagyobb a gyökér rezisztenciája a vízmozgással szemben. Ez a koratavaszi időszakban lényeges, hiszen ebben a csapadékosabb periódusban a növények nem pazarolják a vizet, így a zárt növénytakaró kialakulásával a talaj víztartalékai megőrződnek a kalászosítás időszakára. Ez a tulajdonság jó vízellátottság mellett neutrális, mivel a nodális gyökerek a felső talajrétegekből megfelelő vízfelvételt tesznek lehetővé, míg a szemfeltöltődés idején kialakuló szárazság esetén a mélyre hatoló szeminális gyökér felhasználhatja a talaj maradék vízkészletét. A mélyrenövő gyökérzetre irányuló nemesítés azonban csak ott eredményes, ahol a talaj nagyobb víztartalmú rétegei a gyökérzet számára elérhetők.

A hajtással kapcsolódó tulajdonságok a gyors sztómozáródás, a nagy vízhasznosítási koefficiens, a vastag epikutikuláris viaszréteg, a levélfelület szőrözöttsége, a szárazság hatására megnövekvő levélvastagság, az ozmotikus adaptáció, a membránstabilitás és a fotoinhibícióval szembeni rezisztencia. Búza esetén szintén termésnövelő hatású az antézis előtti transzspiráció csökkentése, ami együttjár a kisebb levélfelülettel, alacsonyabb sztómakonduktanciával és a kisebb éjszakai levélkonduktanciával (RICHARDS et al. 2001).

A vízpotenciál csökkenését toleráló növények alkalmazkodnak a citoplazma koncentrációjából eredő metabolikus változásokhoz. Képesek indukálni a membrán-, és fehérjestruktúrák integritását fenntartó fehérjék szintézisét, megemelik a detoxifikáló enzimek aktivitását, kompatibilis ozmotikumokat akumulálnak. Igen fontos adaptív tulajdonság a szárazságstressz hatására lecsökkent CO_2 asszimiláció ellensúlyozására a szárban lévő szervesanyag tartalékok mobilizálása gabonafélékben a szemfeltöltődés idején. A vízvesztés elkerülésének és a vízhiány tolerálásának stratégiája is eredményezhet sikeres akklimatizációt (XU és ISHII 1996).

Mindhárom adaptációs stratégiával kapcsolatosan történtek próbálkozások a szárazságtűrés fokozására idegen gének beépítésével, bár a korlátozott tartamú életciklusra irányuló génszerkezeti beavatkozások száma csekély.

A vízvesztés elkerülésének stratégiája transzgénikus növényekben

A vízpotenciál csökkenésének megelőzését a növények többféle úton érhetik el. Az egyik lehetőség a sztómák gyors bezárása, a transzspiráció csökkentése, amit kiegészíthetnek a levél egyéb morfológiai jegyei, a kis felület, vastag kutikula, szőrözöttség.

A nagy sztómakonduktancia vízhiány esetén a víz pazarlásához vezet. Ugyanakkor a nappal is tartósan zárt sztómák a fotoszintézis hatékonyságát csökkentik, hiszen zárt gázcsere nyílások mellett a levél intercelluláris tereiben a CO_2 parciális nyomása lecsökken. A hőmérséklet emelkedés következtében a CO_2 fixáló enzim, a Rubisco oxigenáz aktivitása fokozódik különösen a nyári időszakra jellemző magas, 30 °C feletti hőmérsékleteken, és a C_3 -as növényekben kisebb lesz a nettó CO_2 asszimiláció. A szárazság-stressz széndioxid asszimilációt csökkentő hatása zártabb sztómák mellett is feloldható volt akkor, ha a Rubisco karboxilációs helyét telítették a külső széndioxid koncentráció megfelelő emelésével (GRAAN és BOYER 1990; WALL 2001). A dehidráció következtében a Rubisco oxigenáz aktivitása akkor is nőtt, ha a hőmérséklet állandó maradt, így intenzívebbé vált a fotorespiráció. Ezek a folyamatok a biomassza produkció csökkenéséhez vezetnek, ami gazdasági növényeinknél a termés hozamok csökkenésében is megnyilvánul. A zárósejtek alatti légudvar CO_2 koncentrációja ugyanakkor szabályozza a zárósejtek működését is. Kis belső CO_2 koncentráció esetén a légrés kinyílik, míg magas koncentráció sztómazáródást idéz elő. Nagyon szűk tehát az a mezsgye, amely a hatékony vízkonzerválást lehetővé teszi úgy, hogy a fotoszintézis hatékonysága se csökkenjen számottevően.

A fotoszintézis és a vízhasznosítási hatékonyság fokozására irányulnak azok a kísérletek, amelyek során C_4 -es növények specifikus enzimeit kódoló géneket építenek be C_3 -as növényekbe, így elsősorban burgonyába, dohányba és rizsbe (HÄUSLER et al. 2002). Erre az a megfigyelés adott ötletet, hogy egyes vízinövények, mint pl. a *Hydrilla verticillata* vagy az *Egeria densa* képesek a C_4 -es CO_2 fixálásra, habár nem rendelkeznek „Kranz anatómiával” (HOLADAY és BOWES 1980, CASATI et al. 2000). Az ezzel kapcsolatos biotechnológiai kísérletek azt célozzák meg, hogy a C_4 -es növények CO_2 koncentráló mechanizmusainak beépítésével, a fotorespiráció csökkenése következtében növekedjék a C_3 -as fotoszintézis hatékonysága magasabb hőmérsékleteken. Ez egyes esetekben közvetlenül kapcsolódott a sztómaműködés szabályozásához, míg más esetben a CO_2 fixáció hatékonysága növekedett zártabb sztómák mellett, ami szintén jelentős lehet a növények szárazságtűrésének fokozásában. A C_4 -es növények széndioxid koncentráló mechanizmusának enzimei közül sikeres transzformációk történtek C_3 -as növényekben

- az oxigénre nem érzékeny karboxiláló enzim, a mezofillum sejtek citoplazmájában található foszfoenol-piruvát karboxiláz (PEPC),
- a dekarboxiláló enzimek, így a nyalábhüvely parenchima kloroplasztiszaiban működő NADP-almasav enzim (NADP-ME), a mitokondriális NAD-almasav enzim (NAD-ME), a hüvelyparenchima citoplazmájában funkcionáló foszfoenol-piruvát karboxikináz (PEPCK),
- a foszfoenolpiroszőlősavat a mezofillumsejtek kloroplasztiszában regeneráló piruvát-ortofoszfát dikináz (PPDK) kódoló szekvenciáival.

A felsorolt enzimek cDNS-eit C_4 -es növényekből, így kukoricából, cirokból, *Urochloa panicoides*ből izolálták, majd különböző promóterekkel, így saját promóterrel, konstitutív expressziót biztosító CaMV 35S promóterrel vagy kloroplasztisz célszekvenciával kapcsolt Cab (klorofilla/b kötő protein) promóter irányítása alatt expresszáltatták azokat C_3 -as növényekben, elsősorban rizsben, az enzimek eredeti lokalizációjának megfelelő kompartmentumban (MIYAO 2003). A transzformáció a legtöbb esetben sikeres volt, a C_4 -es gének a C_3 -as növényekben expresszáldtak, és megmaradt az enzimfehérjék regulációs sajátása is.

CaMV 35S promóter kontrollja alatt expresszáltattak burgonyában bakteriális, *Corynebacterium glutamicum*ból azonosított foszfoenol-piruvát karboxilázt gént (PEPC). Az enzim a növényekétől eltérő szabályozottságú, foszfoenzimet nem képez, ezért lehetőség van arra, hogy a növényi enzimektől eltérően, folyamatosan működjön. A transzformáció célja egyrészt a C_4 -es primér széndioxid fixálás beépítése, másrészt a légzés során felszabaduló CO_2 újbóli megkötése volt. A PEPC-t túlexpresszálo növények sztómanyitódása fokozódott, míg az antiszensz növényekben csökkent a sztómakonduktancia (GEHLEN et al. 1996). A transzformáns növényekben azonban mind a primér, mind a szekundér metabolizmusban kedvezőtlen változások is történtek, fényben fokozódott a légzés (FUKUYAMA et al. 2002), és csökkent az UV-szűrő hatású flavonoidok mennyisége (HÄUSLER et al. 2001). A C_4 -es növényekben található PEPC és a dekarboxiláló enzimek túlexpresszáltatása egyetlen esetben sem vezetett a fotoszintézis hatékonyabb működéséhez (SUZUKI et al. 2000, LIPKA et al. 1999) sőt, a rizs kloroplasztiszban expresszáltatott NADP-ME a NADP⁺ túlredukálásával fotoinhibíciót okozott (TSUCHIDA et al. 2001)

A módszert a kettős transzformánsok létrehozásával finomították tovább, ahol biztató eredmények születtek. A PEPC és a kloroplasztisz célszekvenciával rendelkező, *Flaveria pringlei*-ből származó NADP-ME géneket együttesen expresszálo burgonya növényben kisebb volt a CO_2 asszimiláció csökkenése magasabb hőmérsékleten, és mérséklődött a fotorespiráció (LIPKA et al. 1994, 1999).

A PEPC-t és a piruvát-ortofoszfát dikináz gént (PPDK)-t túlexpresszálo rizs növényekben a fotoszintetikus kapacitás 35, a termés 22%-os növekedéséről számoltak be (KU et al. 2001), a metabolizmus változásának pontos oka azonban még nem ismert. A kloroplasztiszban lokalizálódó PPDK túlexpresszáltatása dohányban ugyancsak növelte a transzformánsokban a magvak számát és tömegét (SHERIFF et al. 1998).

A sztómák funkciójának szabályozásával olyan növényekben próbálkoztak, ahol a zárósejtek nyitódásakor a K^+ felvételét követően kompenzáló anionként a citoplazmában almasav szintetizálódik (DU et al. 1997). A zárósejtek nyitott állapotában az almasav a vakuólumban raktározódik, majd sztómazáródáskor a K^+ leadásával párhuzamosan a környező sejtekbe kerül, ahol lebomlik (MAURINO et al. 1997). Az almasav lebomlásának elősegítése tehát gyors sztómazáródáshoz vezethet. Ehhez a C_4 -es kukorica dekarboxiláló enzimét, a NADP-ME-t használták, ami egyben azzal az előnnyel is jár, hogy a malát dekarboxilációjával egyidejűleg az intracelluláris CO_2 koncentráció is növekszik. Módosított mannopin szintáz (mas) promóterhez kapcsolt kukorica NADP-almasav enzim (NADP-ME) cDNS-t építettek be dohány növényekbe *Agrobacterium*-közvetített transzformációval. A promóter lehetővé tette a gén expresszióját a legtöbb szövetben, így a zárósejtekben is. A transzgenikus vonalak megnövekedett NADP-ME aktivitást és

a kontrollhoz képest 50–60%-kal kisebb almasav szinteket mutattak. Jelentősen csökkent a növények fényindukált sztómanyitódásának a mértéke. A transzformáns növények maximális sztómakonduktanciája szignifikánsan alatta maradt a kontrollénak, azonban a délutáni sztómazáródás kinetikájában minimális volt a különbség a kontrollhoz képest. A szárazságnak kitett transzformánsokban körülbelül 4 nappal később jelentkezett a vízpotenciál csökkenése, mint a kontroll növényekben (LAPORTE et al. 2002).

A foszfolipáz D (PLD) fehérje fontos eleme a növényi sejtek, így a zárósejtek jelátviteli és membrándegradációs folyamatainak. A foszfatidolkolin hidrolízisével többek között a glicin betain szintéziséhez szükséges kolint is biztosítja. *Arabidopsis* növények zárósejtjeiben a PLD a antiszensz expressziója csökkentette a zárósejtek ABS érzékenységet, míg túlexpresszáltatása a transzspiráció csökkenéséhez és fokozott szárazságtűréshez vezetett (SHANG et al. 2001).

A vízhasznosítás hatékonyságát meghatározza a gyökérsejtek plazmamembránjának vízvezetőképessége is. Ennek egyik szabályozási lehetőségét az aquaporinok, a vízcsatorna fehérjék számának növekedése adja, amely fokozza a membrán vízvezetőképességét. Nemrégiben SIEFRITZ és munkatársai (2001) kimutatták, hogy a dohány aquaporin, NtAQ1 a gyökérben, szárban, a levélben és a virágokban expresszáldott, és hogy NtAQ1-GFP kimérággel transzformált dohány növényekben, ahol a NtAQ1 gént a zöld fluoreszcens fehérjét (GFP) kódoló szekvenciával kapcsolták össze, a fúziós fehérje a plazmamembránban lokalizálódott. Az NtAQ1 antiszensz növények a talaj víztartalmának csökkenésével a kontrollhoz képest jelentős vízpotenciál csökkenést mutattak, és sokkal érzékenyebben reagáltak a vízhiányra (SIEFRITZ et al. 2002), bár a szensz aquaporin génekkel transzformált növények fokozott szárazság toleranciáját a szerzők közvetlenül nem bizonyították. Ismert, hogy az aquaporinok expressziója csökkenhet is a szárazságstressz alatt, majd újra fokozódik a regenerálódási szakaszban pl. kukoricában (BRUCE et al. 2002). Ez azt mutatja, hogy fiziológiai funkciójuk pontos elemzése, a szárazságstressz akklimatizációban játszott szerepük, expressziójuk hormonális szabályozásának és szövetspecifitásának megismerése még további vizsgálatokat igényel.

A vízpotenciál csökkenését toleráló transzgénikus növények

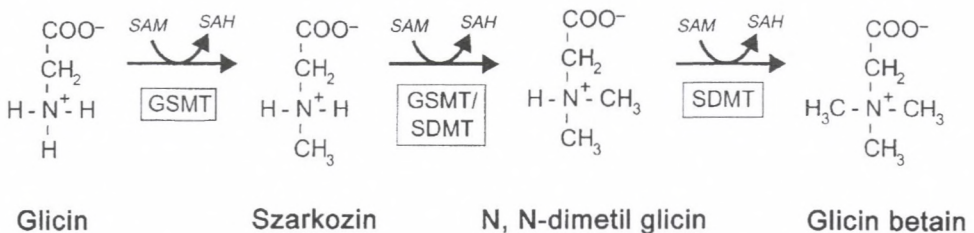
A vízpotenciál csökkenésének tolerálása a sikeresen akklimatizálódó genotípusnál feltételezi azt, hogy csökkent relatív víztartalom mellett is megmarad a membránintegritás, a fehérjék, nukleinsavak térszerkezete, ami lehetővé teszi az életfolyamatok új egyensúly melletti folyamatos fenntartását. A vízvesztés egyben feltételezi a citoplazmában és az egyes sejtkompartimentumokban az ozmotikumok koncentráldását, és az alacsony külső vízpotenciál mellett a vízfelvétel biztosítására nagyon sok esetben kompatibilis ozmotikumok szintézisét.

A legtöbb génsebészeti próbálkozás mindezeig az ozmotikus adaptáció fokozására irányult. Természetesen, mint minden hasonló megközelítés, ez sem problémamentes. Az ozmotikumok bioszintézisútjában szereplő, bakteriális eredetű kulcsenzimeket expresszáló növényekben a sikeres ozmotikus adaptáció gyakran elmaradt, mert nem volt a transzgénikus enzim számára elég szubsztrát, a szubsztrát nem transzportálódott a megfelelő kompartmentumba a növényben, jelentkezett az enzimreakciók termék általi feedback gátlása stb.

A betainok kvaterner ammónium vegyületek, amelyek széleskörűen elterjedtek a növényekben. Nemcsak kompatibilis ozmotikumok, de egyidejűleg stabilizálják a membránt és a fehérjék szerkezetét is. Szintézisük abiotikus stresszorok hatására, különösen sóstressz esetén fokozódik, így koncentrációjuk a sóstressznek kitett spenót mezofillumsejtjeinek citoplazmájában és kloroplasztiszaiban 300 mM-t is elérhet (BRAY et al. 2000).

A glicin betain (GB) szintézise két fő úton történhet, a kolin dehidrogenációjával vagy a glicin metilációjával. A kolinból kiinduló bioszintézis út a növényekben, az *Escherichia coli*-ban és az *Arthrobacter globiformis*-ban működik, míg egy teljesen új bioszintézis utat fedeztek fel a közelmúltban egyes halofita mikroorganizmusokban, az *Actinopolyspora halophyllia*-ban vagy az *Ectothiorhodospira halochloris*-ban, ahol a glicin metilálódik (NYSSOLA et al. 2000) (2. ábra). Vannak azonban GB-t nem akkumuláló növények is, ilyenek az *Arabidopsis*, a dohány, vagy a gazdaságilag fontos rizs. A GB szintézis céljából korábban az *Escherichia coli* és az *Arthrobacter globiformis* egymástól kissé eltérő GB bioszintézis útjában szereplő kulcsenzimeket kódoló géneket, a betain aldehid dehidrogenázt (BADH) illetve az utóbbiból a kolinoxidázt építették be sikeresen növényekbe (CHEN és MURATA 2002). A BADH fehérje expressziója transzgenikus rizs növények mitokondriumában 5 $\mu\text{mol g}^{-1}$ friss tömegnyi GB akkumulációt és jelentősen megemelkedett szárazságtoleranciát eredményezett (TAKABE et al. 1998). A halofil baktériumok GB bioszintézisében szereplő két enzimet, a glicin-szarkozin metiltranszferázt és a szarkozin-dimetilglicin metiltranszferázt kódoló géneket mindeztideig nem transzformálták magasabbrendű növényekbe, de a kolintól eltérő szubsztrát, a glicin, biztató lehetőséget nyújthat a transzformáns növényekben a szubsztráthiány megoldására.

A prolinról már több, mint 30 éve ismert, hogy szárazságstressz hatására akkumulálódik növényekben és virágporban (PÁLFI és JUHÁSZ 1969). Azon túl, hogy jó ozmotikum, az oxidatív stressz kivédésében is szerepe van. A prolin bioszintézisének kulcsenzimét, a Δ^1 -pirrolin-5-karboxilázt (P5CS) a végtermék, a prolin gátolja. HONG és munkatársai (2000) helyspecifikus mutagenézist végeztek az enzimet kódoló *Vigna aconitifolia* cDNS-en, aminek eredményeképpen a 129-es pozíciójú fenilalanint alaninra cserélték. A mutáns enzim, a P5CSF1129A nem mutatott prolin gátolhatóságot, és a transzgenikus dohány növények mind alapállapotban, mind sóstressz hatására szignifi-



2. ábra. Glicin betain glicinből kiinduló bioszintézise extrém halofita mikroorganizmusokban.

GSMT: glicin-szarkozin metiltranszferáz; SDMT: szarkozin dimetiltranszferáz;

SAM: S-adenozilmetionin; SAH: S-adenozilhomocisztein (NYSSOLA et al. 2000)

Figure. 2. Biosynthesis of glycine betaine from glycine in extremely halophylic microorganisms.

GSMT: glycine sarcosine methyltransferase; SDMT: sarcosine dimethyltransferase;

SAM: S-adenosylmethionine; SAH: S-adenosylhomocysteine (NYSSOLA et al. 2000).

kánsan több prolint akkumuláltak és nagyobb toleranciával rendelkeztek az ionos ozmotikus stresszel szemben. P5CS antiszensz transzgénikus szója növényeken bizonyították, hogy a szárazság hatására a transzgénikus vonallal ellentétben a kontroll növényekben prolin akkumuláció történt, ami kapcsolódott a kontroll növények fokozott stresszrezisztenciájával (DE RONDE et al. 2000).

Az ozmotikus adaptáció serkentése cukrok vagy cukoralkoholok bioszintézisében szereplő bakteriális vagy növényből származó kulcsenzimek túlexpresszáltásával a növényi biotechnológia egyik legrégebbi területe. Így sikeresen növelte a dohány szárazságtűrését a *Bacillus subtilis*-ből származó levánszacharáz (szacharóz:fruktán-6-fruktozil transzferáz) kódoló transzgén expressziója, amely egyúttal egy élesztő karboxipeptidáz vakuólum-célszekvenciát is tartalmazott, és amelynek hatására fruktán akkumuláció történt a transzgénikus növények vakuólumában (PILON-SMITS et al. 1995). A mannitol (TARCZYNSKI et al. 1992) és a trehalóz szintézist (YEO et al. 2000) katalizáló kulcsenzimek expressziója is fokozta a transzformáns növények szárazságtűrését, bár konstitutív expressziójuk növekedési zavarhoz vezetett.

Nekrotikus léziókat okozott a cukoralkohol szorbitol szintézisét katalizáló alma szorbitol-6-foszfát dehidrogenáz cDNS expresszáltatása transzgénikus dohányban a túlzott szorbitol akkumuláció következtében (SHEVELEVA et al. 1998).

Sokkal sikeresebb volt egy halofita növény, a *Mesembryanthemum crystallinum* mio-inozitol O-metiltranszferáz (IMT1) cDNS konstitutív, CaMV 35S promóter kontrollja alatti expresszáltatása dohányban. Ezekben a növényekben a glükóz-6-foszfát mio-inozitollá alakul, majd az tovább metilálódik S-adenozil-metionin-függő reakcióban, amit az IMT1 katalizál. A reakciótermék, a D(+)-ononitol nemcsak ozmotikum, hanem hasonlóan a legtöbb cukoralkoholhoz, a reaktív oxigénformák elleni védőhatással is rendelkezik. A transzformáns növények fenotípusukban nem különböztek a kontrolltól. A levél víztartalmára vonatkoztatva 35 mM-os ononitol koncentráció alakult ki a szárazságnak kitett transzformánsokban, amelyek megnövekedett stresszrezisztenciát mutattak (SHEVELEVA et al. 1997).

A reaktív oxigénformákkal szembeni védelem sok esetben nem választható el az ozmotikus adaptációtól, hiszen az előbbi, a természetben vízhiány hatására is felhalmozódó ozmotikumok szinte valamennyien védelmet nyújtanak az oxidatív stresszel szemben is. Antioxidáns enzimeket (szuperoxid dizmutáz, aszkorbát peroxidáz, kataláz) sikeresen expresszáló transzgénikus növényeket már korábban is készítettek, és a transzformánsok szárazságtűrése több esetben javult (DUDITS és HESZKY 2000).

Az egyik érdekes, védekezési enzimeket expresszáló transzgénikus növény a glutation S-transzferáz/glutation peroxidáz aktivitással egyaránt rendelkező fehérje cDNS-sével transzformált dohány volt (ROXAS et al. 2000). A glutation S-transzferáz (GST) hidrofób, elektrofil komponensek glutationnal való konjugációját közvetíti, amit a konjugátum vakuólumba irányuló transzportja követ. Az enzim így a xenobiotikumok detoxifikálásának egyik fontos eleme, de egyéb, a sejtek számára toxikus vagy metabolizálódó köztitermékek glutation-konjugátumának szintézisét is katalizálja. Egyes GST-k glutation peroxidáz (GPX) aktivitással is rendelkeznek, amely enzim kitüntetett szerepet játszik a lipidperoxidok és általában az alkilhidroperoxidok glutation felhasználásával történő redukciójában. A transzgénikus növények különböző stresszorok (hő- és sóstressz) jelenlétében a kontrollal ellentétben megtartották metabolikus aktivitásukat,

és intenzív növekedést mutattak. A transzformánsok azonban nem rendelkeztek fokozott toleranciával a paraquat által kiváltott oxidatív stresszel szemben (ROXAS et al. 1997).

A LEA proteinek (late embryogenesis abundant proteins) igen fontos szerepet töltenek be a sejtkomponensek integritásának dehidráció alatti megőrzésében. Valamennyien hidrofíl sajátosságúak, és vannak közöttük ionokat kötő és nagy vízmegtartó képességgel rendelkező fehérjék. Az első csoportba a LEA3 típusba sorolható HVA1, míg a második típusba az Em fehérjék (LEA1) és a makromolekulák vízstressz alatti stabilizációját biztosító dehidrinek (LEA2) sorolhatók. Szoros korrelációt tapasztaltak hét tavaszi búzafajta összehasonlításakor a fajták szárazságtoleranciája és a dehidrin gén expressziója között (LOPEZ et al. 2003.). Bár az árpából származó LEA3 génnel már több sikeres transzformáns növényt állítottak elő, az utóbbi időszakban a sor bővült a rizzzel (ROHILA et al. 2002) és a zabbal (MAQBOOL et al. 2002), amelyek szignifikánsan megnövekedett toleranciát mutattak a szárazsággal illetve a mannitol-indukált ozmotikus stresszel szemben.

Az endoplazmatikus retikulumban lokalizálódó chaperon-szerű fehérjéről (binding protein, BiP) a közelmúltban mutatták ki, hogy fontos lehet a szárazság tolerálásában, a fokozatosan kialakuló vízhiány hatására mennyisége ugyanis növekedett. BiP cDNS-t konstitutívan expresszáló dohánynövények jobban tolerálták a vízhiányt, mint a kontroll, és a transzformáns növények sejtjei megőrizték víztartalmukat, így a levelek nagyobb sztómakonduktanciát mutattak. Ez egyben nagyobb széndioxid asszimilációt is eredményezett a transzgenikus növényekben (ALVIM et al. 2001).

Rövidített életciklussal rendelkező növények

Az *Arabidopsis Landsberg erecta* (Ler) és a *Columbia* (Col) ökotípusa eltérő szárazságstressz adaptációs stratégiával rendelkezik. A Ler kifejezetten a menekülési stratégiát követi, amely a vízhiány kialakulásakor a korai virágképzést és virágzást, a rozettás levelek nagy vízhiánnyal szemben mutatott érzékenységet és öregedési folyamatainak gyors beindulását jelenti. Az abszcizinsav tartalom a közel egy hónapos szárazságstressz végén a Ler-ben több, mint kétszer olyan magas volt, mint a Col-ban. Ezzel szemben a Col képes a vízhiány tolerálására, miközben megváltoztatja a biomassza allokációját a vegetatív szervek felé, rhizogenezis indukálódik a szárazságstressz hatására, és virágzása körülbelül két héttel késik a Ler-éhez képest a szárazság kezdete után, 8 órás megvilágítási periódus mellett (MEYRE et al. 2001). A szárazságra indukálódó rhizogenezis kifejezetten szárazságtoleranciát jelző tulajdonság. A kvantitatív tulajdonságok lokuszainak genetikai térképezése is kimutatta a két ökotípus közötti különbséget a virágzás időpontját illetően. A Ler fenotípus dominánsan öröklődött az F1 nemzedékben a virágzás időpontjára és a rozettás levelek öregedésére vonatkozóan (MITCHELL-OLDS 1996). A levelek szenescenciájának szabályozása, a programozott sejtihal az evolúció során szerzett, genetikailag kódolt tulajdonság, ami rendkívüli fontossággal bír a vízhiánynak kitett növényekben, hiszen lehetővé teszi a szerves anyag és ásványi elemek remobilizációját az öregedő, vegetatív szervekből a reproduktív szervek felé (NOODEN 1988).

Mivel a virágzás indukációjában a vegetatív szervek tápanyagellátottságának, illetve tápanyaghiányának is szerepe lehet, ezért igen érdekes az a megfigyelés, amelynek során az alapanyagcsere genetikai transzformációval történő módosítása hozott változást a virágzás időpontjában. *Arabidopsis* növények piruvát dehidrogenáz (PDC) komplexe nagy multienzim komplex, amely a piruvát oxidatív dekarboxilációját katalizálja acetil-

CoA, NADH és CO₂ keletkezése közben, így fontos szerepet játszik a légzésben. A piruvát dehidrogenáz kináz (PDHK) a mitokondriális PDC negatív regulátora. Konstitutív vagy magvakra specifikus promóterhez kapcsolt PDHK cDNS antiszensz konstrukcióban történő kifejeztetése csökkentette a PDHK, és ezzel párhuzamosan növelte a PDC aktivitást, serkentette a légzést *Arabidopsis thaliana* Columbia ökotípusban. A transzgénikus növények vegetatív szerveinek tömege csökkent, és korai virágzást mutattak. Ugyanakkor a magvak tömege és lipidtartalma növekedett, ami arra utalt, hogy a piruvát szénváza a transzgénikus növényekben a raktározott lipidek szintézisére fordítódott (MARILLIA et al. 2003). Ez a megközelítés sikeresnek bizonyulhat a mezőgazdasági termesztésben fontos *Brassica* fajok esetében is.

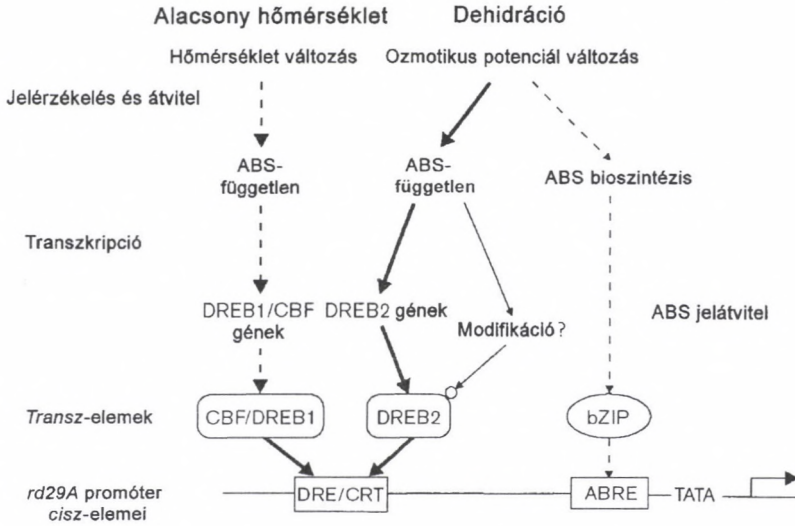
Az abszcizinsav bioszintézis és az ABS, illetve ozmotikus stressz indukálta jelátviteli folyamatok egyes enzimeit kódoló génekkel transzformált növények

A szárazság vagy egyéb vízvesztéssel járó stresszhatásokkal szembeni akklimatizáció a legsikeresebbnek akkor bizonyult, ha az ozmoszenzor által aktivált jelátviteli utak valamelyik komponensének kódoló szekvenciáit expresszáltatták túl a transzgénikus növényekben. Így a rizs kalcium-függő protein kináz cDNS-nek, az OsCPDK7-nek a túlexpresszáltatása rizsben jelentősen megnövelte a hideg, a szárazság és a sóstresszel szembeni rezisztenciát, de csak a só- és szárazságindukált gének expressziója fokozódott a CPDK7 fehérje hatására (SAIJO et al. 2000).

A só hatására indukálódó mRNS transzkriptumok kontrollhoz viszonyított különbségét bemutató, ún. „differential display” analízissel egy EREBP(ethylene response element binding protein)/AP2 DNS-kötő motívummal homológ szekvenciát mutattak ki repceből. A cDNS fragment felhasználásával dohány cDNS könyvtárból izolálták a Tsi1 (tobacco stress-induced gene1) klónt. A Tsi1: smGFP fúziós gén expresszióját dohány BY-2 sejtekben vizsgálva a zöld fluoreszcens fehérje segítségével megállapították, hogy a fehérje a sejtmagban lokalizálódik, és bizonyították, hogy a szárazságindukálta gének GCC és DRE/CRT elemeihez kötődik. A Tsi1 megemelt expressziója fokozta a sótoleranciát (PARK et al. 2001).

A mindezideig egyik legsikeresebb ozmotikus stressztoleranciát mutató transzgénikus növények azok a DREB1A és DREB2A transzformáns *Arabidopsis* növények voltak, ahol a megfelelő cDNS-eket 35S promóter kontrollja alatt expresszáltatták (LIU et al. 1998). A stressztűrés szoros korrelációt mutatott a DREB1A célgének expressziójával, a növények azonban csökkent növekedést mutattak. A célgének között találták az rd29A gént, amelynek expressziója fokozódott a 35S:DREB1A transzformánsokban, de nem emelkedett meg a 35S:DREB2A transzgént hordozó transzformánsokban, amiből arra következtettek, hogy a DREB2A fehérje esetén még poszttranszlációs módosulás (foszforiláció?) is szükséges ahhoz, hogy a dehidráció során eredményesen funkcionáljon. A növekedésgátlást elkerülendő, a DREB1A proteint rd29A stressz-indukált promóter kontrollja alatt expresszáltatták, amit maga a dehidráció indukál. Az rd29A:DREB1A-t expresszálo növények jelentős fagy- és szárazságstressz toleranciát mutattak, anélkül, hogy növekedési zavarok alakultak volna ki a transzformánsokban (YAMAGUCHI-SHINOZAKI et al. 2002). Az rd29A promóter azonban nemcsak DRE/CRT cisz-ható elemeket, hanem ABRE elemeket is tartalmaz, amely az ABS általi aktiválhatóságot biztosítja (3. ábra).

Új megközelítést jelentett az a felismerés, hogy a dehidrációra indukálódó gének kö-

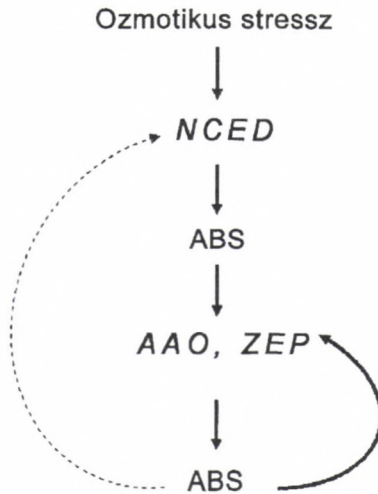


3. ábra. Az alacsony hőmérsékleti stressz és a dehidráció hatására indukálódó ABS-független és ABS-függő jelátviteli utak megkülönböztetése az rd29A gén promóterében lévő DRE/CRT és ABRE elemek, valamint a hozzájuk kapcsolódó DREB1/CBF, DREB2 és bZIP transzkripciós faktorok segítségével (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI nyomán 2000)

Figure 3. Distinguishing between the ABA-independent and ABA-dependent signal transduction pathways activated by low temperature or dehydration. The DREB1/CBF and DREB2 proteins induced by different signal transduction pathways may specifically bind to DRE/CRT cis-acting elements of rd29A promoter and bZIP transcription factor activated by ABA binds to the ABRE elements. (After SHINOZAKI and YAMAGUCHI-SHINOZAKI 2000).

zött az ABS bioszintézisében szereplő enzimeket kódoló szekvenciák is szerepelnek. Ma már bizonyított, hogy az ABS a magasabbrendű növényekben a C40-es karotinoidokból szintetizálódik, amelyek a kloroplasztisban zeaxantinból violaxantinon keresztül 9-*cisz*-neoxantinná alakulnak. Az ABS bioszintézis regulációs pontja a 9-*cisz*-neoxantint xantoxinná és C25-apokarotinoiddá hasító 9-*cisz*-epoxikarotinoid dioxigenáz (NCED) enzim, ami mind mRNS, mind fehérjeszinten erősen indukálódik vízhiányra (SCHWARTZ et al. 1997). Ez egyúttal azt is jelenti, hogy az ozmoszenzor által regulált folyamatok közé maga az ABS szintézis is beletartozik, így az ABS, hasonlóan más növényi szignál transzdukciós folyamatokhoz, itt is egy jelátviteli út egyik eleme. A xantoxinból abszcizinaldehiden keresztül ABS keletkezik, mely utóbbi lépést az abszcizinaldehid oxidáz (AAO3) katalizálja (SEO et al. 2000). A keletkezett ABS a saját bioszintézisében szereplő enzimek, mint például a zeaxantin epoxidáz (ZEP), egyes biotípusokban, így az *Arabidopsis thaliana* Landsberg erecta ökotípusban a NCED, és az AAO3 génjeinek expresszióját pozitív visszacsatolással serkenti (4. ábra) (XIONG et al. 2002). Mindez együttjár az ABS tartalom gyors növekedésével a vízpotenciál csökkenés kezdete után (PRICE et al. 2002). Az általános esetben dehidrációra indukálódó NCED kivételes ABS-aktiválhatósága a Landsberg erecta növényekben talán nem véletlenül kapcsolódik magas ABS tartalommal (MEYRE et al. 2001).

A bab PvNCED gént expresszáló dohány transzgénikus növények megemelkedett ABS koncentrációval rendelkeztek, viszont nőtt a nem aktív ABS metabolit, a fazeinsav



4. ábra. Az abszcisinsav (ABS) bioszintézis indukciója ozmotikus stressz hatására.

A vízhiány indukálja a 9-*cis*-epoxikarotinoid dioxigenáz (NCED) expresszióját, amely kissé megemeli a szövetek ABS koncentrációját. Az ABS fokozza a saját bioszintézisében szereplő enzimek, így a zeaxantin epoxidáz (ZEP) és az absziszinaldehid oxidáz (AAO) expresszióját, ezzel a hormon koncentrációja autokatalitikusan emelkedik (XIONG et al. 2002. nyomán)

Figure 4. Induction of ABA biosynthesis by osmotic stress. Expression of the key enzyme in ABA biosynthesis, 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase (NCED) is enhanced by dehydration resulting in a small increase in the ABA concentration of tissues. ABA stimulates the expression of other biosynthetic genes, such as zeaxanthin epoxidase (ZEP) and abscisic aldehyde oxidase (AAO) leading to an autocatalytic increase of ABA biosynthesis (After XIONG et al. 2002).

menyisége is a kontrollhoz képest. Ez a tulajdonság a szárazságtűrés jelentős fokozódásával járt együtt (QIN és ZEEVART 2002). Fontos regulációs jelentősége van annak, hogy az ABS fokozza az ABS→fazeinsav átalakulást a 8'-hidroxiláz enzim expressziójának serkentésével, így limitálja a túl magas ABS szintek kialakulását (CUTLER és KROCHKO 1999). A sikeres akklimatizáció a szárazságstressz alatt tehát akkor következik be, ha a talaj száradása következtében a gyökerek gyors ABS szintjének emelkedése és az ABS hajtásba irányuló transzportja után a szövetek vízpotenciálja megmarad, vagy az ozmotikus adaptáció nyomán helyreáll, ami az ABS bioszintézis említett, ozmotikus stressz hatására indukálódó regulációs lépései miatt megszünteti vagy lecsökkenti a NCED expressziót, végeredményben lecsökken az ABS szintézis. Enzimaktivitások szintjén ilyen típusú változást tapasztaltunk *Triticum aestivum* cv. GK Őthalom és Kobomugi AAO3 izoenzim mintázatának aktivitásgélben történő vizsgálata során, ahol az enzimaktivitások fokozódása a gyökérben szoros korrelációt mutatott a szövetek vízpotenciál csökkenésével (GALLÉ et al. 2002). Ez a visszacsatolás nagyon fontos, hiszen a tartósan magas ABS koncentráció a sztómazáródást gátló hatása miatt kedvezőtlen a CO₂ fixáció hatékonyságára, a termésképzésre, gyakran a rehidráció alatt is kedvezőtlen utóhatást vált ki és öregedési folyamatokat indukál. A magas levél ABS koncentrációval jellemzett fajták/hibridek ezért nem tartoznak a bőven termő vonalak közé (BRUCE et al. 2002). A jól akklimatizálódó genotípusok a vízpotenciál csökkenésére gyors ABS szintézissel, ennek eredményeképpen sztómazáródással és az ABS-indukálta folyamatok

gyors aktiválódásával válaszolnak. Ennek sikere egyúttal az ABS szintézis kulcsenzimének, az ozmotikus potenciál csökkenés hatására expresszálló NCED aktivitásának a csökkenését is jelenti. Vagyis a jó vízmegtartó képességgel rendelkező genotípusok csak átmenetileg emelik meg ABS koncentrációjukat. Ezért transzgénikus növények előállításakor azoknak az ABS bioszintézis géneknek a beépítése célszerű, amelyek az ozmotikus adaptáció bekövetkezése után kikapcsolnak (NCED). Elképzelhető, hogy az ABS szint gyors fokozása más bioszintetikus lépést katalizáló enzimek aktiválódásával is elérhető. Így az AAO3 gyökérben, szárazságstresszre indukálódó izoformái között is találhatunk hasonló regulációs tulajdonsággal rendelkező géneket, mint ahogyan azt kimutatták a PEG kezelés hatására expresszálló AAO3 mRNS-ek esetén a Landsberg erectaban (XIONG et al. 2002).

Mindezek alapján megállapíthatjuk, hogy a géntechnológiailag módosított növények új megközelítési formát jelentenek szárazságtűrő fajták előállításához, azonban a termesztésbe vitelén nagyon hosszú és gondos munka vezet.

Köszönetnyilvánítás

Ezt a munkát részlegesen a Országos Tudományos Kutatási Alapprogramok finanszírozta, amelyet hálással köszönünk. (OTKA T038392). Szeretnénk megköszönni továbbá dr. HORVÁTH FERENCNEK a dolgozat elkészítésében nyújtott segítséget.

IRODALOM – REFERENCES

- ALVIM F.C., CAROLINO S.M.B., CASCARDO J.C.M., NUNES C.C., MARTINEZ C.A., OTONI W.C., FONTES E.P.B. 2001: Enhanced accumulation of BiP in transgenic plants confers tolerance to water stress. *Plant Physiol.* 126: 1042–1054.
- BRAY E.A. 1997: Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* 2: 48–54.
- BRAY A.E., BAILEY-SERRES J., WERREITILNYK E. 2000: Responses to abiotic stress. In: Biochemistry and molecular biology of plants (Eds.: BUCHANAN B., GRISSEM W., JONES R.). American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, pp. 1166.
- BRUCE B.B., EDMEADES G.O., BARKER T. 2002: Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 53: 13–25.
- CASATI P., LARA M.V., ANDREA C.S. 2000: Induction of a C_4 -like mechanism of CO_2 fixation in *Egeria densa*, a submerged aquatic species. *Plant Physiol.* 123: 1611–1621.
- CHEN T.H.H., MURATA N. 2002: Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5: 250–257.
- CUTLER A., KROCHKO J. 1999: Formation and breakdown of ABA. *Trends in Plant Sci.* 4: 472–478.
- DE RONDE J.A., SPREETH M.H., CRESS W.A. 2000: Effects of antisense L- Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate reductase transgenic soybean plants subjected to osmotic and drought stress. *Plant Growth Regul.* 32: 13–26.
- DU Z., AGHORAM K., OUTLAW JR. W.H. 1997: In vivo phosphorylation of phosphoenolpyruvate carboxylase in guard cells of *Vicia faba* L. is enhanced by fusicoccin and suppressed by abscisic acid. *Arch. Biochem. Biophys.* 337: 345–350.
- DUDITS D., HESZKY L. 2000: Növényi biotechnológia és géntechnológia. Agroiinform Kiadó, Budapest, pp. 240–252.
- FAN S., BLAKE T.J., – BLUMWALD E. 1994: The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance in woody species. *Physiol. Plant.* 90: 408–413.
- FLEXAS J., MEDRANO H. 2002: Energy dissipation in C_4 plants under drought stress. *Funct. Plant Biol.* 29: 1209–1215.

- FUKUYAMA H., HATCH M.D., TAMAI T., TSUCHIDA H., SUDOH S., FURBANK R.T., MIYAO M. 2002: Activity, regulation and physiological impacts of the maize C₄-specific phosphoenolpyruvate carboxylase overproduced in transgenic rice plants. *Photosynth. Res.* (in press)
- FUJII M., HORIE T. 2001: Relative contribution of tolerance and avoidance to drought resistance in dry-matter production of different cultivars at different fertilization levels. *Jap. J. Crop Sci.* 70: 59–70.
- GALLÉ Á., CSISZÁR J., TARI I., ERDEI L. 2002: Changes in water and chlorophyll fluorescence parameters under osmotic stress in wheat cultivars. *Acta Biol. Szeged.* 46: 85–86.
- GEHLEN J., PANSTRUGA R., SMETS H., MERKELBACH S., KLEINES M., PORSCH P., FLADUNG P., BECKER I., RADEMACHER T., HÄUSLER R.E. 1996: Effects of altered phosphoenolpyruvate carboxylase activities on transgenic C₃ plant *Solanum tuberosum*. *Plant Mol. Biol.* 32: 831–848.
- GRAAN T., BOYER J.S. 1990: Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta* 181: 378–384.
- HÄUSLER R.E., RADEMACHER T., LI J., LIPKA V., FISCHER K.L., SCHUBERT S., KREUZALER F., HIRSCH H.-J. 2001: Single and double overexpression of C₄-cycle genes had differential effects on the pattern of endogenous enzymes, attenuation of photorespiration and on contents of UV-protectants in transgenic potato and tobacco plants. *J. Exp. Bot.* 52: 1785–1803.
- HÄUSLER R.E., HIRSCH H.-J., KREUZALER F., PETERHÄNSEL CH. 2002: Overexpression of C₄-cycle enzymes in transgenic C₃ plants: a biotechnological approach to improve C₃-photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 53: 591–607.
- HOLADAY A.S., BOWES G. 1980. C₄ acid metabolism and dark CO₂ fixation in a submerged aquatic macrophyte (*Hydrilla verticillata*). *Plant Physiol.* 65: 331–335.
- HONG Z., LAKKINENI K., ZHANG Z., VERMA D.P.S. 2000: Removal of feedback inhibition of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS) results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiol.* 122: 1129–1136.
- ISHITANI M., XIONG L., STEVENSON B., ZHU J.K. 1997: Genetic analysis of osmotic and cold stress signal transduction in *Arabidopsis*: Interactions and convergence of abscisic acid-dependent and abscisic acid-independent pathways. *Plant Cell*, 9: 1–16.
- KNIGHT H. 2000: Calcium signaling during abiotic stress in plants. *Int. Rev. Cytol.* 195:269–324.
- KNIGHT H., KNIGHT M.R. 2001: Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk. *Trends Plants Sci.* 6: 262–268.
- KU M.S.B., CHO D.H., LI X., JIAO D.M., PINTO M., MIYAO M., MATSUOKA M. 2001: Introduction of genes encoding C₄ photosynthesis enzymes into rice plants: physiological consequences. *Rice Biotechnol.* 236: 100–116.
- LAPORTE M.M., SHEN B., TARCZYNSKI M.C. 2002: Engineering for drought avoidance: expression of NADP-malic enzyme in tobacco results in altered stomatal function. *J. Exp. Bot.* 53: 699–705.
- LIPKA B., STEINMÜLLER K., ROSCHE E., BÖRSCH D., WESTHOFF P. 1994: The C₃ plant *Flaveria pringlei* contains a plastidic NADP-malic enzyme which is orthologous to the C₄ isoform of the of the C₄ plant *F. trinervia*. *Plant Mol. Biol.* 26: 1775–1783.
- LIPKA V., HÄUSLER, R.E., RADEMACHER T., LI J., HIRSCH H.-J., KREUZALER F. 1999: *Solanum tuberosum* double transgenic expressing phosphoenolpyruvate carboxylase and NADP-malic enzyme display reduced electron requirement for CO₂ fixation. *Plant Sci.* 144: 93–105.
- LIU Q., SAKUMA Y., ABE H., KASUGA M., MIURA S., YAMAGUCHI-SHINOZAKI K., SHINOZAKI K. 1998: Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 domain, separate two signal transduction pathways in drought- and low temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 1391–1406.
- LOPEZ C.G., BANOWETZ G.M., PETERSON C.J., KRONSTAD W.E. 2003: Dehydrin expression and drought tolerance in seven wheat cultivars. *Crop Sci.* 43: 577–582.
- MAQBOOL S.B., ZHONG H., EL-MAGHRABY Y., AHMAD A., CHAI B., WANG W., SABZIKAR R., STICKLEN M.B. 2002: Competence of oat (*Avena sativa* L.) shoot apical meristems for integrative transformation, inherited expression, and osmotic tolerance of transgenic lines containing HVA1. *Theor. Appl. Gen.* 105: 201–208.
- MARILLIA E-F., MICALLEF B.J., MICALLEF M., WENINGER A., PEDERSEN K.K., ZOU J., TAYLOR, D.C. 2002: Biochemical and physiological studies of *Arabidopsis thaliana* transgenic lines with repressed expression of the mitochondrial pyruvate dehydrogenase kinase. *J. Exp. Bot.* 54: 259–270.

- MAURINO V.G., DRINCOVICH M.F., CASATI P., ANDREO C.S., EDWARDS G.E., KU M.S.B., GUPTA S.K., FRANCESCHI V.R. 1997: NADP-malic enzyme: immunolocalization in different tissues of the C₄ plant maize and the C₃ plant wheat. *J. Exp. Bot.* 48: 799–811.
- MEYRE D., LEONARDI A., BRISSON G., VARTANIAN N. 2001: Drought-adaptive mechanisms involved in the escape/tolerance strategies of *Arabidopsis* Landsberg erecta and Columbia ecotypes and their F1 reciprocal progeny. *J. Plant Physiol.* 158: 1145–1152.
- MIFLIN B. 2000: Crop improvement in the 21st century. *J. Exp. Bot.* 51: 1–8.
- MIKOLAJCZYK M., AWOTUNDE O.S., MUSZYŃSKA G., KLESSIG D.F., DOBROWOLSKA G. 2000: Osmotic stress induces rapid activation of a salicylic acid-induced protein kinase and a homolog of protein kinase ASK1 in tobacco cells. *Plant Cell* 121: 165–178.
- MITCHELL-OLDS T. 1996: Genetic constraints of life-history evolution: quantitative-trait loci influencing growth and flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution* 50: 140–145.
- MIYAO M. 2003: Molecular evolution and genetic engineering of C₄ photosynthetic enzymes. *J. Exp. Bot.* 54: 179–189.
- MIZOGUCHI T., ICHIMURA K., SHINOZAKI K. 1997: Environmental stress response in plants: the role of mitogen-activated protein kinases (MAPKs). *Trends Biotech.* 15: 15–19.
- NOODEN L.D. 1988: The phenomena of senescence and aging. In: NOODEN L.D., LEOPOLD, A.C. (eds) Senescence and aging in plants. Academic Press, San Diego, , pp. 1–50.
- NYSSOLA A., KERVOUO J., KAUKINEN P., VON WEYMARN N., REINIKAINEN T. 2000: Extreme halophytes synthesize betaine from glycine by methylation. *J. Biol. Chem.* 275: 22196–22201.
- PÁLFI G., JUHÁSZ J. 1969: Relationships among water deficiency, saline or cold root medium on proline, pipercolic acid and total amino acid contents of plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 124: 6–42.
- PARK J.M., PARK C.J., LEE S.B., HAM B.K., SHIN R., PAEK K.H. 2001: Overexpression of the tobacco Tsi1 gene encoding an EREBP/AP2-type transcription factor enhances resistance against pathogen attack and osmotic stress in tobacco. *Plant Cell* 13. 1035–1046.
- PASSIOURA J.B. 1977: Grain yield, harvest index and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.* 43: 117–120.
- PILON-SMITS E., EBSKAMP M., PAUL M.J., JEUKEN M., WEISBEEK P.J., SMEEKENS S. 1995: Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiol.* 107: 125–130.
- PRICE A.H., CAIRNS J.E., HORTON P., JONES H.G., GRIFFITH H. 2002: Linking drought-resistance mechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses. *J. Exp. Bot.* 53: 989–1004.
- QIN X., ZEEVART J.A.D. 2002: Overexpression of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase gene in *Nicotiana plumbaginifolia* increases abscisic acid and phaseic acid levels and enhances drought tolerance. *Plant Physiol.* 128: 544–551.
- RASMUSSEN P.E., GOULDING K.W.T., BROWN J.R., GRACE P.R., JANZEN H.H., KORSCHEN M. 1998: Agroecosystem experiments: assessing agricultural sustainability and global change. *Science* 282: 893–896.
- RICHARDS R.A., CONDON A.G., REBETZKE G.J. 2001: Traits to improve yield in dry environments. In: Application of physiology in wheat breeding (Eds.:REYNOLD M.P., ORTIZ-MONASTERIO J.L., McNAB A.). Mexico, D.F.: CIMMYT, pp. 88–100.
- ROHILA J.S., JAIN R.K., WU R. 2002: Genetic improvement of Basmati rice for salt and drought tolerance by regulated expression of barley HVA1 cDNA. *Plant Sci.* 163: 525–532.
- ROXAS V.P., WANG J., LODHI S., ALLEN R.D. 1997: Engineering stress tolerance in transgenic plants. *Acta Physiol. Plant.* 19: 597–594.
- ROXAS V.P., LODHI S.A., GARRETT D.K., MAHAN J.R., ALLEN R.D. 2000: Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione S-transferase/glutathione peroxidase. *Plant Cell Physiol.* 41: 1229–1234.
- SAAB I.N., SHARP R.E., PRITCHARD J., VOETBERG G.S. 1990: Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol.* 93:1329–1336.
- SAITO Y., HATA S., KYOYUKA J., SHIMAMOTO K., IZUI K. 2000: Over-expression of a single Ca²⁺-dependent protein kinase confers both cold and salt/drought tolerance on rice plants. *Plant J.* 23: 319–327.
- SCHWARTZ S.H., TAN B.C., GAGE D.A., ZEEVAART J.A.D., MCCARTY D.R. 1997: Specific oxidative cleavage of carotenoids by VP14 of maize. *Science* 276: 1872–1874.
- SEO M., KOIWAI H., AKABA S., KOMANO T., ORITANI T., KAMIYA Y., KOSHIBA T. 2000: Abscisic aldehyde oxidase in leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 23: 481–488.

- SHANG Y.M., ZHENG S.Q., LI W.Q., HUANG B.R., WANG X.M. 2001: Regulation of plant water loss by manipulating the expression of phospholipase D alpha. *Plant J.* 28: 135–144.
- SIEFRITZ F., BIELA A., ECKERT M., OTTO B., UEHLEIN N., KALDENHOFF R. 2001: The tobacco plasma membrane aquaporin NtAQ1. *J. Exp. Bot.* 52: 1953–1957.
- SIEFRITZ F., TYREE M.T., LOVISOLO C., SCHUBERT A., KALDENHOFF R. 2002: PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: From cellular effects to function in plants. *Plant Cell* 14:869–876.
- SHARP R.E., LENOBLE M.E. 2002: ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *J. Exp. Bot.* 53: 33–37.
- SHERIFF A., MEYER H., RIEDEL E., SCHMITT J.M., LAPKE C. 1998: The influence of plant pyruvate orthophosphate dikinase on C₃ plant with respect to the intracellular location of the enzyme. *Plant Sci.* 136: 43–57.
- SHEVELEVA E.V., CHMAWA W., – BOHNERT H.J., JENSEN R.G. 1997: Increased salt and drought tolerance by D-ononitol production in transgenic *Nicotiana tabacum* L. *Plant Physiol.* 115: 1211–1219.
- SHEVELEVA E.V., MARQUEZ S., CHMAWA W., ZEGEER A., JENSEN R.G., BOHNERT H.J. 1998: Sorbitol-6-phosphate dehydrogenase expression in transgenic tobacco: high amounts of sorbitol lead to necrotic lesions. *Plant Physiol.* 117: 831–839.
- SHINOZAKI K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. 1997: Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol.* 115: 327–334.
- SHINOZAKI K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. 2000: Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and crosstalk between two stress signalling pathways. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3: 217–223.
- SUZUKI S., MURAI N., BURNELL J., ARAI M. 2000: Changes in photosynthetic carbon flow in transgenic rice plants that express C₄-type phosphoenolpyruvate carboxykinase from *Urochloa panicoides*. *Plant Physiol.* 124: 163–172.
- TAKABE T., HAYASHI Y., TANAKA A., KISHITANI S. 1998.: Evaluation of glycine betaine accumulation for stress tolerance in transgenic rice plants. In: Proceedings of the International Workshop on Breeding and Biotechnology for Environmental Stress in Rice. 1998. October 26–29. Sapporo, Japan, Hokkaido National Agriculture Experiment Station and Japan International Science and Technology Exchange Center; 1998: 63–68.
- TARCZYNSKI M.C., JENSEN R.G., BOHNERT H.J. 1992: Expression of bacterial mtID gene in transgenic tobacco leads to production and accumulation of mannitol. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 2600–2604.
- TSUCHIDA H., TAMAI T., FUKAYAMA H., AGARIE S., NOMURA M., ONODERA H., ONO K., NISHIZAWA Y., LEE B-H., HIROSE S., TOKI S., KU M.B.S., MATSUOKA M., MIYAO M. 2001: High level expression of C₄-specific NADP-malic enzyme in leaves and impairment of photoautotrophic growth in a C₃ plant, rice. Molecular engineering of C₄ photosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 42: 138–154.
- URAO T., YAKUBOV B., SATOH R., YAMAGUCHI-SHINOZAKI K., SEKI M., HIRAYAMA T., SHINOZAKI K. 1999: A transmembrane hybrid-type histidine kinase in *Arabidopsis* functions as an osmosensor. *Plant Cell* 11: 1743–1754.
- WALL G.W. 2001: Elevated atmospheric CO₂ alleviates drought stress in wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 87: 261–271.
- WRIGHT S.T.C. 1977: The relationship between water potential (ψ_{leaf}) and the levels of abscisic acid and ethylene in excised wheat leaves. *Planta* 134: 183–189.
- XIONG L., LEE H., ISHITANI M., ZHU J-K. 2002: Regulation of osmotic stress-responsive gene expression by the LOS6/ABA1 locus in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 277: 8588–8596.
- XU H.L., ISHII R. 1996: Wheat cultivar differences in photosynthetic response to low soil water potentials. I. Maintenance of photosynthesis and leaf water potential. *Jap. J. Crop Sci.* 65: 509–517.
- YAMAGUCHI-SHINOZAKI K., KASUGA M., LIU Q., NAKASHIMA K., SAKUMA, Y., ABE H., SHINWARI Z.K., SEKI M., SHINOZAKI K. 2002: Biological mechanisms of drought stress response. JIRCAS Working Report 2002. 1–8.
- YEO E.T., KWON H.B., HAN S.E., LEE J.T., RYU J.C., BYU M.O. 2000: Genetic engineering of drought-resistant potato plants by introduction of the trehalose-6-phosphate synthase (TPS1) gene from *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Cells* 10: 263–268.

PHYSIOLOGICAL APPROACHES TO IMPROVEMENT OF DROUGHT RESISTANCE OF CROP
PLANTS BY GENETIC ENGINEERING

I. Tari, J. Csiszár, Á. Gallé, Sz. Bajkán, Á. Szepesi, and Á. Vashegyi

Department of Plant Physiology, University of Szeged, Szeged, P.O.B. 654. H-6701 Hungary

Accepted: 15 July 2003

Keywords: C₄-type photosynthetic enzymes, components of signal transduction pathways, drought resistance, enzymes of abscisic acid biosynthesis, key enzymes in the synthesis of osmolytes, transgenic plants

The genetic potential and the environmental factors determine the yield of crop plants. The yield stability under unfavourable environmental conditions, especially under drought proved to be the most important aim of the breeders. Although the drought resistance is a complex trait, the plant tolerance to water deficit may be improved by a transfer from other organism of a single gene encoding an important protective function. The adaptive strategies of the plants in natural environment, the drought avoidance, tolerance or drought escape can be effectively modified by the genetic engineering of a foreign gene. In spite of the fact that transgenic plants exhibit enhanced drought resistance under laboratory conditions there is plenty of work until their introduction into agricultural production.

NÖVÉNYTANI SZAKÜLÉSEK

Összeállította: LÓKÖS LÁSZLÓ

A MAGYAR BIOLÓGIAI TÁRSASÁG BOTANIKAI SZAKOSZTÁLYÁNAK ÜLÉSEI

(2003. március–2003. május)

1388. szakülés, 2003. március 10.

I. BAGI I., FÜLEKI G.: *Változások a Botrychium virginianum (L.) Sw. sporofitonjának populáció-struktúrájában (2001–2002).*

A bemutatandó vizsgálatok a holdruta népesség nagyobb felbontású szerkezetének megismerésére irányultak. A fajnak az egész erdő területén való eloszlása ismeretében állandó négyzeteket jelöltünk ki az elterjedésben tapasztalható sűrűsödési pontok egy részében. A négyzetek mérete $2\text{ m} \times 2\text{ m}$, de ezeket az összefüggő foltok széléig továbbiakkal bővítettük. Így összesen hét állományba helyeztünk el állandó négyzeteket, az egyes helyeken a kijelöltek száma egy (ez a tarvágott részen) és hét között van (négyzetméterben kifejezve 4, illetve 28). Összességében 88 m^2 + a peremek vizsgálatára került sor. A terepen a következő adatokat rögzítettük: a hajtások ponttérképezése cm-es pontossággal, megkülönböztettük a sporofillumot fejlesztő és a meddő hajtásokat, a hajtásokat négy mérettartományba osztottuk a levéllemez alapi (legnagyobb) szélessége szerint: $<5\text{ cm}$, $5\text{–}11\text{ cm}$, $12\text{–}20\text{ cm}$, $>20\text{ cm}$ (Ij, I, II, III).

A látszólag kis terület ellenére a mintavételi helyeken 2001-ben 200, 2002-ben 134 hajtást számoltunk (a holdruta teljes területen számolt hajtásszáma rendre 460, illetve 670 volt). A 2001-es felmérés fontosabb megállapításai a következők: A sporofitonoknak mindössze 9%-a volt sporofillumos (a szélsőértékek 0 és 53,8%, utóbbi a tarvágott részen, a két legnagyobb – az egyedek 25 és 27%-át tartalmazó – állományban is jelentős a különbség 14, illetve 2%, a teljes területen a sporofillumosak aránya 11%). A sporofillumos egyedek mind a III-as mérettartományba tartoztak. A steril egyedek mérettartomány szerinti megoszlása a nagyobb méret felől indulva a következő volt: 18%, 46%, 23%, 4%. Az egyes állományokban a méreteloszlás nagyvonalakban hasonló, mindenütt a $12\text{–}20\text{ cm}$ -es egyedek részaránya a legmagasabb. A tarvágott állomány viszont lényegesen eltérő, nincsenek a legnagyobbak csoportjába tartozó meddő tövek (mind sporofillumos), ebben hiányoznak a legkisebb méretűek is.

2002-re (a tarvágott rész kivételével) a népesség szerkezete lényegesen átalakult: A mintavételi területeken az egyedek 62,7%-a volt sporofillumos (a teljes területen 51%). A tarvágott területen lényegében a tavalyi arányok maradtak. Továbbra is a II-es mérettartományba esők teszik ki az állomány legjelentősebb részét: 2001-ben 46%, 2002-ben 50%, azonban 2002-ben közel 70%-uk sporofillumos lett. Lényegesen megemelkedett a III-as mérettartományba esők között is a sporofillumosok aránya, 33%-ról 88%-ra. 2002-ben még I-es kategóriások között is akadnak sporofillumosak.

Az egyedek rögzített helyzete alapján további megállapítások tehetők az egyes hajtások megjelenésével kapcsolatosan. A 2001-ben számolt hajtások 43%-a valószínűleg nem jelent meg 2002-ben, ugyanakkor 14 hajtás vélhetőleg újabb (ez a 2002-eseknek 10,5%-a). Az azonosítható hajtások aránya a 2001-es felmérésnek 59,5, a 2002-esnek 89%-át teszik ki (119). Ezeknek 31%-a az, amely nem váltott formát (ezek jelentős részét közel azonos arányban a III-as kategóriás sporofillumosok és az I-es és II-es kategóriás sterilek teszik ki. A formaváltók jelentősebb része formaváltásának lényege, hogy – mérettartomány váltás nélkül – a sterilek sporofillumosokká alakultak, kisebb részük (emellett) méretváltozást is mutat.

Az eredmények értelmezése jelenleg még több – olykor egymásnak ellentmondó – alternatív interpretálást tesz lehetővé. Mindenesetre feltűnő, hogy a sporofitonok formastruktúrája erősen közeledett a tarvágott területen már tavaly kiugróan számító összetételhez, ami arra is utalhat, hogy a holdruta populációt szárazságsztrezssz érthette, ami az erdő belső részében is érvényesült. Erre a stresszre adott válasz – a sporofillumos egyedek arányának ugrásszerű megnövekedése – egyféle alarmreakcióként értelmezhető. Ugyanakkor nem lehet azt sem kizárni, hogy – vélhetően az időjárástól nem függetlenül – a holdruta állomány egyfajta termé-

szetes fluktuációjáról van szó. Mindezek az állandó kvadrátos felmérések – évkihagyások nélküli! – folytatásának szükségességét hangsúlyozzák.

A virginiai holdruta kutatása a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóságának engedélyével és az Országos Tudományos Kutatási Alapprogramok támogatásával (T 032158) folyik.

2. NAGY B.: „Flóra-hamisításaim”. Hozzászolt: PENKSZA K.
3. PENKSZA K., GALLI Zs., BAUER L., KISS E., BUCHERNA N., ILLYÉS Z., RUDNÓY SZ., BRATEK Z., HESZKY L.: *A Kárpát-medence Festuca ovina csoportjának újabb taxonómiai eredményei*. Hozzászolt: DANCZA I., ISÉPY I., TÓTH S.
4. KOLTAY E.: *Magyarország védett növényei 3.*, írta és rendezte: KOLTAY ERIKA (videofilm-bemutató). Hozzászolt: PENKSZA K.

1389. szakülés, 2003. március 24.

1. BRATEK Z., TÓTH S., PINTÉR B., PENKSZA K.: *Betekintés Aszód város környékének flórájába*. Hozzászolt: PAPP E., TÓTH Z.

Aszód a Galga-vidék feltételezhetően legrégebbi és jelenleg legnagyobb települése. A táj rendkívül változatos, hiszen a Galga-völgy, amely egy egyenes 1–1,5 km széles tektonikus árok, választja el a Dél-Cserhátot és a lényegesen lankásabb dombokkal rendelkező Gödöllői-dombsíkságot. Ugyanakkor a Pannon-tenger üledékei és a későbbi korok lösztelepülései is tovább tagolják a tájat. A legjelentősebb talajféleség ugyanakkor a barnai erdőtalaj, a völgyekben pedig az öntéstalajok. E változatosság gazdag növényvilágot feltételez, de a terület sűrűn lakott, intenzív mezőgazdasága pedig a természetes növényzet erőteljes visszaszorulását és folyamatos bolygatását okozza. Gyűjtéseink, vizsgálataink a Gödöllő, Hatvan, Tura, Kálló és Galgamácsa településekkel határolt területen folytak. Az előkerült fajok száma megközelíti az 1200-t, melyek közül most a társulásokat meghatározók és a ritkább, nem feltétlenül védett, fajok kerülnek közlésre.

Néhány a Galga-patak töltésein és medrében élő jellegzetes faj: *Armoracia lapathifolia*, *Cosmos bipinnatus*, *Cyperus fuscus*, *Echinocystis lobata*, *Iris pseudacorus*, *Narcissus poeticus*, *Oenanthe aquatica*, *Plantago altissima*, *Scutellaria galericulata*, *Selinum carvifolia*, *Sium latifolium*, *Tussilago farfara*, *Viola odorata*.

Ruderális területek fajai és behurcolt fajok: *Abutilon theophrasti*, *Asclepias syriaca*, *Aster* spp., *Carthamus lanatus*, *Centaurea calcitrapa*, *Glaucium corniculatum*, *Iris germanica*, *Solidago gigantea*, *Viola odorata* és f. *alba* is, utóbbi ritka.

Szántóföldek ritkább fajai: *Agropyron pectinatum*, *Agrostemma githago*, *Centaurea cyanus*, *Chaenorhinum minus*, *Consolida orientalis*, *Heliotropium europaeum*, *Hibiscus trionum*, *Kickxia spuria*, *Raphanus raphanistrum*.

Számos faj kizárólag a 3-as út szélén, töltésein és árkaiban került elő, több közülük az út szőlésének köszönhetően telepedett meg: *Aegilops cylindrica*, *Allium oleraceum*, *A. rotundum*, *A. vineale*, *Asperugo procumbens*, *Clematis integrifolia*, *Dianthus barbatus*, *Eragrostis pilosa*, *Euphorbia esula*, *Lepidium perfoliatum*, *Limonium gmelini*, *Matricaria recutita*, *Myagrum perfoliatum*, *Ornithogalum pyramidale*, *Podospermum canum*, *Ranunculus pedatus*, *Silene dichotoma*, *Sinapis alba*, *Stellaria graminea*.

Jellegzetes és ritkább homokon termő fajok: *Alkanna tinctoria*, *Bulbocodium vernum*, *Colchicum arenarium*, *Dianthus serotinus*, *Euphorbia seguieriana*, *Festuca × wagneri*, *Helichrysum arenaria*, *Holoschoenus romanus*, *Marrubium peregrinum*, *Orchis morio*, *Petrorrhagia prolifera*, *Sedum hillebrandtii*, *Scabiosa ochroleuca*, *Silene conica*, *S. otites*, *Tragopogon orientalis*.

Mocsárrétek védett és ritka fajai: *Blysmus compressus*, *Calamagrostis canescens*, *Carex appropinquata*, *C. davalliana*, *Cirsium palustre*, *Clematis integrifolia*, *Dactylorrhiza incarnata*, *Dianthus superbus*, *Eriophorum angustifolium*, *E. latifolium*, *Epipactis palustris*, *Euphorbia palustris*, *Galium boreale*, *Gentiana pneumonanthe*, *Gnaphalium luteo-album*, *Iris sibirica*, *Koeleria javorkae*, *Lathyrus palustris*, *Listera ovata*, *Lycopus exaltatus*, *Lythrum virgatum*, *Orchis palustris*, *Potentilla supina*, *Senecio doria*.

Mocsárrétek gyakori vagy meghatározó fajai: *Achillea asplenifolia*, *Allium angulosum*, *Althaea officinalis*, *Cardamine pratensis* subsp. *matthioli*, *Cirsium canum*, *C. oleraceum*, *Colchicum autumnale*, *Festuca arundinacea*, *F. pratensis*, *Lotus siliculosus*, *L. tenuis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum hyssopifolia*, *Mentha aquatica*, *M. longifolia*, *Molinia arundinacea*, *Ononis arvensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Polygala comosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Senecio erucifolius* subsp. *tenuifolius*, *Serratula*

tintoria, *Sonchus palustris*, *Stachys palustris*, *Thalictrum lucidum*, *Trifolium fragiferum*, *T. hybridum*, *Valeriana dioica*, *V. officinalis*, *Veratrum album*.

Ligeterdei fajok: *Agropyron caninum*, *Cephalaria pilosa*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Ribes uva-crispa*.

Sztyepplejtők ritka, jobbára csak egy élőhellyel reprezentált fajai: *Agrostis vinealis*, *Allium paniculatum* subsp. *marginatum*, *Althaea cannabina*, *Anchusa italica*, *Campanula rapunculus*, *Echium italicum*, *E. maculatum*, *Isatis tintoria*, *Lathyrus pannonicus*, *Linum tenuifolium*, *Prunella laciniata*, *Reseda phyteuma*, *Salvia austriaca*, *Silene longiflora*, *Tordylium maximum*.

Sztyepplejtők egyéb jellegzetes vagy meghatározó fajai: *Achillea nobilis*, *Acinos arvensis*, *Ajuga chamaeptytis*, *Althaea pallida*, *Alyssum montanum*, *Asperula rumelica*, *Astragalus onobrychis*, *Brachypodium rupestre*, *Centaurea sadleriana*, *Chrysopogon gryllus*, *Chamaecytisus austriacus*, *Dorycnium germanicum*, *Euphorbia pannonica*, *Fragaria viridis*, *Koeleria majoriflora*, *Linaria angustissima*, *Melica ciliata*, *Muscari racemosum*, *Nigella arvensis*, *Nonea pulla*, *Salvia aethiops*, *Sanguisorba minor*, *Senecio erraticus* subsp. *barbareifolius*, *Stachys germanica*, *Stipa capillata*, *Taraxacum serotinum*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymelaea passerina*.

Cseres és kocsánytalan tölgyesek és gyertyánegyes erdők említést érdemlő fajai: *Arum orientale*, *Cephalanthera rubra*, *Lathyrus latifolius*, *Lilium martagon*, *Lychnis coronaria*, *Melampyrum nemorosum*, *Melica uniflora*, *Melissa officinalis*, *Melittis carpatica*, *Neottia nidus-avis*, *Polygonatum latifolium*, *Sanicula europaea*, *Sedum maxima*, *Stachys sylvatica*, *Turritis glabra*, *Viola mirabilis*.

Molyhos tölgyes jellemző növényei az aszódí Nagy-völgyben: *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Cephalanthera damasonium*, *Dictamnus albus*, *Epipactis microphylla*, *Iris pumila*, *Limodorum abortivum*, *Muscari tenuiflorum*, *Phlomis tuberosa*, *Platanthera bifolia*, *Potentilla heptaphylla*, *Rosa rubiginosa*, *Silene nutans*, *Teucrium montanum*, *Thalictrum minus*, *Thlaspi jankae*, *Trifolium alpestre*, *Vinca herbacea*, *Viola ambigua*.

2. SZIRMAI O.: A Tardonai-dombság növényzetének cönológiai jellemzői. Hozzászólt: DANCZA I.

Bevezetés. – A Tardonai-dombság egyik dombvonulatának növényzetéről 1999 óta gyűjtők florisztikai, és a 2001. évtől kezdve cönológiai adatokat. Jelen prezentációban az eddigi cönológiai adatokat és azok elemzését ismertetem. A vizsgált dombvonulat flórájáról csak szórványos adatok ismertek, vegetációs egységeiről részletes cönológiai elemzés nem készült. A kutatás célja a terület komplex geobotanikai- és cönológiai állapotfelmérése, az adatok természetvédelmi és ökológiai szempontú kiértékelése, 1:10 000 méretarányú vegetációtérkép készítése térinformatikai módszerekkel, valamint a tájhasználati lehetőségek felmérése.

Anyag és módszer. – Tardonai-dombság kistáj a Bükk hegység ÉK-i előterében terül el. A kutatási terület a dombságnak egy 12 km hosszú és 2 km széles, Sajószentpétertől Varbó településig terjedő nyúlványa. Geológiai, pedológiai és topográfiai viszonyai egyaránt változatosak. Felszínét többnyire agyagbemosódásos barna erdőtalajok, néhol vörösbarna erdőtalajok, lejtőhordalékok és földeskopárok borítják. A talajok agyagos üledéken, pannon homokon, lösszel keveredett málladékon és riolituffán képződtek. A vegetáció fiziognómiájában erdőssztyepp jellegű, facsoportok és rétek mozaikja alkotja. Erdőirtást követően a területet művelés alá vonták, szőlőt, gyümölcsösöt telepítettek, néhol kapás növényeket termesztettek, illetve kaszálóként, legelőként is hasznosították. Napjainkban a művelés alatt álló területek száma erősen megfogytakozott, egyre több a felhagyott szőlő, gyümölcsös és szántó, mely területeken különböző szukcessziós stádiumban lévő társulásokat találunk.

A terület vegetációjáról terepbejárás során fajlisták és cönológiai felvételek készültek. Gyepvegetációban a fajokat 27 felvételezési helyen vizsgáltam, a mintavételi egységek $2 \times 2 \text{ m}^2$ volt. A mintavétel a fajok százalékos borítású értékein alapult.

Eredmények és diszkusszió. – A fajlistákban és cönológiai felvételekben együtt 307 edényes növényfaj szerepel, melyből 20 bizonyult védettnek. A cönológiai adatok kiértékeléséhez a fajokat cönológiai jellemzőik alapján csoportosítottam, illetve numerikus hierarchikus osztályozási módszereket alkalmaztam. 1. A cönológiai csoportosítás eredményei csoportrészesedés számítás alapján. 2. A klasszifikációs elemzés eredményeinek ismertetése. 3. Az ordinációs eredmények ismertetése. 4. Az erdőssztyepp fajok részesedése az egyes felvételi helyek fajkészletében.

3. BÓHM É. I.: Homoki gyepek és dolomitsziklagepek érintkezési zónájának florisztikai vizsgálata. Hozzászólt: DANCZA I.

4. DANCZA I.: *A tányértüske (Solanum rostratum Dun.) újra felfedezése Magyarországon.* Hozzájárult: PENKSZA K.
5. GRACZA P., SZ.-NÉ-KOVÁCS M., KOROMPAI L.: *Néhány módosult levélnyel szöveti viszonyai.* Hozzájárult: PENKSZA K.
6. GRACZA P., LENKEFI I., PAPP J.: *A levélripacsok szöveti szerkezete.* Hozzájárult: PENKSZA K.

1390. szakülés, 2003. április 7.

1. PAPP N.: *Nektárium vizsgálatok Euphorbia fajokon.* Hozzájárult: CSONTOS P., ILLYÉS Z., SZALMA E.

Az Euphorbiaceae család *Euphorbia* nemzetségének speciális virágzata a ciátium, melyben a központi termős virágot 5 csoportban porzós virágok veszik körül. Ezeket takaréklevelek hiányában 5 fellelvel övezi, nagy, szabad felszínű nektáriumokkal váltakozva. A változatos alakú mirigyeknek fontos szerepe van a megporzó rovarok vonzásában. Morfológiai vizsgálataimat 7 taxonon végeztem, összehasonlítva a nektáriumok formáját, méretét, a felszínt borító kutikula orientációját és a sztómák helyzetét a nektárium epidermisz-sejtjeihez viszonyítva.

Az *Euphorbia amygdaloides* L. (erdei kutyatej) üde lombdők növénye. Sarló alakú, kihegyesedő mirigyein a kutikula nem rendeződik redőkbe; mezomorf helyzetű nektáriumsztómáit 5 sejt veszi körül.

Hazai xerofil élőhelyek gyakori faja az *Euphorbia cyparissias* L. (farkaskutyatej). Rövid szarvacskás mirigyein a xeromorf, enyhén süllyesztett sztómákat 5–6 sejt határolja, melyek bordái radiális lefutásúak. Ezek mikrokapilláris módjára segítik a sztómán keresztül felszínre jutó nektár szétterülését a felszínen. A kutikula díszes ornamentációjú, egy sejtben 2, 3 vagy 5 borda figyelhető meg. Lefutásuk kissé ívelt vagy hullámos, elágazások nélkül; a primer bordákon néhol szekunder tarajok is találhatók. Átlagos sztómaszáma igen alacsony, mely utal a száraz élőhelyi körülményekre.

Szintén száraz gyepek, útszélek növénye az *Euphorbia esula* L. (sárkutyatej), melynek mirigyfelszíne a vizsgált taxonok közül a legkisebb ($240576 \mu\text{m}^2$). Félhold alakú nektáriumainak nyúlványai lekerekített végűek. Az epidermiszsejtek kutikulamintázata itt is radiális lefutású, az enyhén xeromorf sztómák felé irányul. Sejtenként 3–5 hullámos vagy ívelt borda figyelhető meg, melyek elágazás nélküliek. Elsősorban primer bordák fordulnak elő.

Mediterrán területek pozsgás növénye az *Euphorbia myrsinites* L. (déli kutyatej). A több mint egymillió μm^2 felületű mirigyek xeromorf sztómáit 8–9 sejt határolja. A primer kutikulabordák száma mindössze 2–3 sejtenként; ezek szélesek, íveltek vagy hullámosak. Gyakran elágaznak vagy önmagukkal záródnak.

Nagy számú mezomorf sztóma figyelhető meg a nedves területeken élő *Euphorbia palustris* L. függelékek nélküli, elliptikus mirigyei felszínén. A mocsári kutyatej nektáriumainak szélén körben hiányoznak a sztómák. A primer és szekunder gyűrődések között a legnagyobb távolságok mérhetők ($2.6 \mu\text{m}$), melyek könnyítik a párologtatást a nektáriumfelszínen. Kutikulabordái elágazhatnak, 1, 3 és 4 figyelhető meg a sejteken.

Szintén nyúlványok nélküli nektárium jellemző az *Euphorbia polychroma* L. fajra; a mirigy alakja kerekded-ovális. A színeváltó kutyatej primer mirigybordái igen tömörök, elágazás nélküliek, legtöbbször egyenes lefutásúak. Számuk sejtenként 1–5-ig változhat. Irányuk a xeromorf sztómák felé radiális, hasonlóan a legnagyobb felszínű *Euphorbia virgata* W. et K. nektáriumsztómáihoz (felszíne: $1790178 \mu\text{m}^2$). A vesszős kutyatej kutikulabordái kivétel nélkül hullámos lefutásúak. Elágazás nélküli, függőleges irányú primer bordáin szekunder tarajok is találhatók. A nagy felületű mirigyeken több sejt határolja a sztómákat (8), hasonlóan az *E. myrsinites* L. fajhoz. A nagy mirigyfelszín tehát a sztómák körül nagyobb sejtszámmal párosul.

2. ILLYÉS Z., BRATEK Z., BALOGH M.: *Élettani vizsgálatok a Liparis loeselii védelméért.* Hozzájárult: CSONTOS P., ISÉPY I., SZALMA E.

A hagymaburok (*Liparis loeselii* (L.) Rich) fokozottan védett lápi orchideánk. Jelenleg a kis-tóalmi lápréten (Sopron), a Soroksári-Duna egyik mellékágának úszólápjain, valamint a Velencei-tó úszólápjain fordul elő. A faj aktív védelemre szorul, melyet *ex situ* (élőhelyen kívüli) kultúra létrehozásával valósíthatunk meg. Egy génbank szerepű kultúra kialakulásához ismernünk kell a propagulumforrás genetikai variabilitását. A három hazai és egy Csehországi populációból származó egyed molekuláris taxonómiai összehasonlítása (genomiális ITS és két intergenikus plasztisz régió) a faj vizsgált populációinak egységességét mutatták. Virágzásbiológiai vizsgálataink az irodalmi utalásoknak megfelelően a hagymaburok autogámiajának meglétét, de önbeporzó mechanizmus hiányát mutatta ki. A faj autogámiaja populációi genetikai közelségének egyik

oka lehet. Kétféle módszerrel folyik a hagymaburok generatív szaporítása. Az aszimbiotikus (szimbiota gomba nélküli) növénynevelés során, nyolcféle táptalajon (MS, MS1/2, MS1/2+BAP, MS1/4, Fast, Debergh, módosított Debergh, ZAK) végzett csíráztatási kísérletekben a szerves nitrogénforrás serkentő, a magas makroelemszint és citokinin gátló hatást gyakorolt. A hagymaburok magjainak fényen tapasztalt csírázása, valamint a csírázó magok korai zöldülése trópusi orchideákra jellemző tulajdonság, mérsékelt övi fajoknál ritka jelenség. A szimbiotikus csíráztatásnál egy hazai populációból származó *Liparis loeselii* egyed gyökeréből izolált *Epulorhiza* fajt, valamint egy *Orchis luxiflora* subsp. *palustris* gyökeréből izolált *Ceratobasidium* szimbiota gombafajt alkalmaztunk. A *Rhizoctonia* forma-genushoz tartozó gombafajok taxonómiai besorolását molekuláris taxonómiai módszerrel, genomiális ITS szekvenciaanalízisével végeztük el. Mindkét gomba alkalmasnak bizonyult steril körülmények között a hagymaburokkal való szimbiotikus kapcsolat létrehozására.

3. PATKÓS I.: *Örökzöldek fagykárosodásainak vizsgálata 2001 és 2002 telén*. Hozzájárult: CSONTOS P., CZÜCZ B., ILLYÉS Z., ISÉPY I.
4. (MATUS G., PAPP M., TÖRÖK P., GYÖRGY CS.: *Homoki ruderaliák és gyepek talajának magkészlete: a csíráztatásos vizsgálat megbízhatósága.*) – megtartva a soron következő, az 1391. szakülésen.
5. SÍPOS V. K., FALUSI E.: *Vizinövény térképezés eredményei a Duna–Tisza köze csatornáiban I*. Hozzájárult: BUGÁR-MÉSZÁROS K., SZALMA E.

1391. szakülés, 2003. május 5.

1. BARTHA S., KOVÁCS-LÁNG E., KRÖEL-DULAY GY., KUN A., KERTÉSZ M., HÁZI J., RÉDEI T., RUPRECHT E.: *Társulási szabályok száraz homoki gyepekben*. Hozzájárult: MATUS G., SZENTESI Á.

Homoki növényközösségek fajainak finom térszkálájú koegzisztenciális szerkezeteit és a fajok együttélését korlátozó lokális és regionális kényszerfeltételek relatív szerepét vizsgáltuk hazai *Festucetum vaginatae* gyepekben. Munkánkban 21 állományfolt mintázatát hasonlítottuk össze, amelyek egy ökológiai (szemiáriditási és tájhasználati) gradiens három pontján, Fülöpháza, Csévháraszt és Gönyű térségében helyezkedtek el. A mintavételek során a fajok jelenlétét rögzítettük 5 cm × 5 cm nagyságú mikrovadrátokból álló 50 m hosszú transekttek mentén. Az adatokat JUHÁSZ-NAGY információstatistikai modelljeivel és regressziós módszerekkel elemeztük. A szignifikáns asszociáltságokat randomizációs tesztekkel határoztuk meg. A niche-elmélet alapján ugyanazon funkciók csoportjai között negatív térbeli asszociáltságot, azaz interspecifikus térbeli szegregációt várunk. A vizsgált homokpusztagyepek esetében ez csak az élő fűvek fajai között teljesült. A többi funkciók csoportjában, csoporton belül a fajok térbeli mintázatai leggyakrabban függetlenek vagy esetenként pozitívan asszociáltak. Megállapítottuk, hogy ennek valószínű oka az állományok kis fajdenzitása. A szubordinált funkciók csoportok fajai kis abundanciájuk következtében az egyedek méretével összevethető kis léptékben csak ritkán, kis valószínűséggel találkoznak. Ezért nem alakul ki külön a térbeli mintázatok szelekcióján alapuló negatív asszociáltság. A legtöbb szignifikáns térbeli összefüggést a különböző funkciók csoportok között találtuk. A domináns élő fűvek negatívan asszociáltak a többi (szubordinált) funkciók csoportjaival. Pozitív asszociáltságokat találtunk a szubordinált funkciók csoportok között, pl. az egyévesek, a kriptogámok, a *Poa bulbosa*, és a *Minuartia verna* között. Ugyanakkor a talált páros asszociáció-maximumok abszolút értéke kicsi, zömében 0,1 alatti érték. Egy-egy állományfoltban belül a fajpárok között talált szignifikáns asszociáltságok száma is alacsony volt, a lehetséges maximumok 10%-a körül ingadozott. A nagyobb és a kisebb léptéknél detektált fajszámok összevetése propagulumlimitáltságot jelez a 21 állományból egyesített mintára. A három helyszínt külön vizsgálva azonban megállapítható, hogy a propagulumlimitáltság fontossága a növekvő szemiáriditással és az erősödő emberi zavarásokkal párhuzamosan növekszik. Fülöpháza környékén függ a lokális fajgazdagság legerősebben a környezeti fajforrásaitól. Csévháraszt esetében ez a függés közepes, míg Gönyűn már nem szignifikáns. Az állományfoltokra becsült összes térbeli függőség is Gönyűn volt a legnagyobb. Vizsgálatunkból kiderül, hogy a szakirodalomban alternatívaként tesztelt niche-limitációs, ill. propagulumlimitációs modellek esetünkben egyszerre érvényesek, azaz a nyílt élő homokpusztagyepek finom térleptékű szerveződésére a lokális és a regionális kényszerek együttesen hatnak. A különböző típusú korlátozó tényezők relatív fontossága pedig ugyanazon társulás esetében is változhat, a klíma-, vagy a tájhasználat megváltoztatásával.

2. (CSETE S.: *Populációs túlélés versus szaporodási kényszerek a *Primula farinosa* subsp. *alpigena* magyarországi állományai esetében.*) – elmaradt.

3. BALOGH M.: A *Liparis loeselii* (L.) Rich. elterjedése Magyarországon. Hozzájárult: CSONTOS P., PENKSZA K.
4. MATUS G., PAPP M., TÖRÖK P., GYÖRGY CS.: Homoki ruderaliák és gyepek talajának magkészlete: a csíráztatásos vizsgálat megbízhatósága. Hozzájárult: BARTHA S., CSONTOS P.

Két eltérő magasságban fekvő nyírségi (Hajdúsámsón: Vermes-oldal) homoki gyepek magkészletét vizsgáltuk csíráztatásos módszerrel. A területeket 1990-ig lúdtartással a denudációig degradálták, majd ruderalis közösségek alakultak ki rajtuk. Az alacsonyabban fekvő (A) területen mára élő fűvek zárt vegetációja alakult ki, míg a mintegy 1,5 m-el magasabban fekvő felső (F) terület nyílt növényzetében még sok az egyéves faj. A szekunder szukcesszió követésére 1990-ben, területenként 5–5, 4 m²-es kvadrátot telepítettünk. 2002. február közepén kvadrátonként 6–6, 4 cm átmérőjű és 10 cm mély talajmintát fűrtünk. A szitán átmosott, majd steril aljzatra 2–5 mm vastagságban kiterített minták (TER HEERDT *et al.* 1996) csíráztatását két megszakítással november közepéig, összesen 30 héig folytattuk. A csíranövényeket CSAPODY (1968) alapján, illetve továbbnevelve határoztuk meg.

Ezt követően ellenőriztük, tartalmazznak-e még a minták életképesnek tűnő magvakat. A csíráztató ládák-ból visszagyűjtött mintákat 26–30 részmentára bontottuk, majd a részmenták véletlenszerűen kiválasztott negyedéből sztereomikroszkóp alatt, kézi válogatással nyertük ki az ép, enyhe nyomásnak még ellenálló magvakat. A magvak azonosítását SCHERMANN (1967) és BEJERINCK (1976) műveinek segítségével végeztük el. A csíráztatásból, majd az utólagos kézi válogatásból származó egyedek zömének faji szintű meghatározása után a következők állapíthatók meg.

A csíráztatás során a felső területről eddig 38, az alsóról pedig 44 fajt mutattunk ki, melyek közül a kézi válogatás során is előkerült 6–6 faj. A kizárólag kézi válogatáskor megtalált és már azonosított fajok száma mindössze 1, illetve 3 volt. A csíráztatással meghatározott fajösszetételt a kézi válogatás számottevően már nem bővítette. A csíráztatásból származó, eddig faji szinten nem azonosított egyedek (elsősorban Cyperaceae, Juncaceae és Poaceae), illetve a kézi válogatással talált, eddig nem azonosított magvak (elsősorban Dicotyledonopsida) meghatározásával a fajok száma kis mértékben még módosulhat, de alapvetően már nem változhat.

A magkészlet becslött sűrűsége a felső területen csíráztatással 25500 db/m², míg az alsó területen 18800 db/m² volt. Kézi válogatással további 22300 db/m²-nek, illetve 9700 db/m²-nak megfelelő magot mutattunk ki. A kézi válogatással megtalált magoknak a felső területen mintegy 90%-a, az alsó területen pedig 60%-a tartozik olyan fajokhoz, amelyeket a csíráztatás során már kimutattunk. A kézi válogatásban leggyakoribb fajok mindkét területen egyben a csíráztatásban is a leggyakoribbak voltak: *Rumex acetosella* és *Arenaria serpyllifolia* (F), illetve a *Potentilla argentea* (A). Ezek kézi válogatással kimutatott mennyisége fajtól és területtől függően akár 5–180%-al is meghaladta a csíráztatás alapján számítottat. Ha tehát a gyakori fajok csíráztatás után visszaradartott magjait, vagy azok többségét életképesnek tekintjük, úgy a csíráztatásból számolt magkészletsűrűség-becsléseket jelentősen módosítani kell.

A kézi válogatással talált magvak életképességének megítélése ugyanakkor korántsem egyszerű. A *Rumex acetosella* teljesen ép makkocskái mellett magas volt a csúcsukon hasadt makkocskák aránya. Sok volt az erősen kopott héjú *Potentilla argentea* aszmag is. Feltehető, hogy ezek életképtelenek, illetve a teljesen épnek látszó magvak egy része sem életképes.

A csíráztatás után is tömegesen visszaradartó fajok közül a *Rumex acetosella* magkészletképzése és csírázásbiológiája viszonylag alaposan ismert. Számos külföldi példa mellett idehaza VIRÁGH és GERENCSE (1988) mutatták ki a faj tömeges magkészletét, és több vizsgálat mutat arra is, hogy a juhsóska magjai legalább 5, de akár 26 évig is megőrzik csíráképességüket (THOMPSON *et al.* 1997). A faj hosszú távú perzisztens magkészlet képzésére, illetve dormanciára való hajlamát jelzi, hogy PUTWAIN és MTSAI (1968) terepkísérlete során az elvetett juhsóska magoknak 13 hét alatt mindössze 16%-a kelt ki. STEINBAUER és GRISBY (1958) szerint a faj csírázását a talaj magas nitráttartalma is serkenti. Rendszeresen öntözött mintáink nitráttartalma nem lehetett jelentős, a csírázást ez a körülmény valószínűleg nem mozdította elő.

A kézi válogatás során kimutatott további gyakori fajoknál (*Anthemis ruthenica*, *Arenaria serpyllifolia*, *Carex* spp., *Chenopodium album*, *Polygonum* spp., *Potentilla argentea*, *Trifolium arvense* és *T. campestre*) szintén vannak adatok az elfekvőmagkészlet-képzésre, hasonló csírázásbiológiai mechanizmusok a fajok esetében is feltételezhetők.

A dormanciára hajlamos magvú fajok jelenléte miatt a magkészlet mennyisége még viszonylag hosszú csíráztatási periódus esetén is alulbecsült. Az alulbecslés mértékének megállapítására, a csíráztatást követően, legalább a minták egy reprezentáns részénél célszerű az utólagos kézi válogatást elvégezni. Ennek kétségtelenül jelentős az idő- és munkaerő-igénye, de a válogatandó talajterfogat a minták előzetes koncentrációjával jelentősen csökkenthető. Másfelől az is megállapítható, hogy a kizárólag fizikai elválasztást alkalmazó vizsgálatok a dormans fajok esetén ismeretlen mértékben túlbecsülhetik a csíráképes magvak mennyiségét.

Irodalom:

BEIJERINCK W. 1976: Zadenatlas der Nederlandsche flora. *Backhuys & Meesters*, Amsterdam. – CSAPODY V. 1968: Keimlingbesimmungsbuch der Dikotyledonen. Akadémiai Kiadó, Budapest. – PUTWAIN P. D., MACHIN D., HARPER, J. L. 1968: Studies in the dynamics of plant populations II. Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. *Journal of Ecology* 56: 421–431. – SCHERMANN SZ. 1967: Magismeret I–II. Akadémiai Kiadó, Budapest. – STEINBAUER G. P., GRISBY B. 1958: Dormancy and germination characteristics of the seeds of Sheep Sorrel, *Rumex acetosella* L. *Proc. Ass. Off. Seed Analysts N. Am.* 48: 118–120. – THOMPSON K., BAKKER J. P., BEKKER R. M. 1997: The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press. – TER HEERDT G. N. J., VERWEIJ G. L., BEKKER R. M., BAKKER J. P. 1996: An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10: 144–151. – VIRÁGH K., GERENCSÉR L. 1988: Seed bank in the soil and its role during secondary succession induced by some herbicides in a perennial grassland community. *Acta Botanica Hungarica* 34: 77–122.

Az OTKA 5063, 26433 és 42848 számú pályázatai, valamint a BÉKÉSY GYÖRGY Posztdoktori Ösztöndíj támogatásával.

5. MIAZOVSKY Á.: *Adventív fásszáruak jelenléte síkvidéki patakkísérő élőhelyeken*. Hozzájárult: BARTHA S., BOTTA-DUKÁT Z., PENKSZA K., SZENTESI Á.

Alföldjeink túlnyomó része mezőgazdaságilag maximálisan kihasznált terület. Ezeken a sokszor egyhangú tájakon a diverzitást, és a természetes fajok túlélési lehetőségeit növelő fontos elemek az ökológiai folyosóként is működő patakok. Partjukon – a vízügyi karbantartás mértékétől függően – szélesebb vagy keskenyebb sávban igen változatos, a természetes állapotokhoz környezetüknél sokkal közelebb álló, nagyfokú mozaikosságot mutató fás és fátlan élőhelyek sokaságával lehet találkozni. Sajnos ezek az üde színterek is komoly veszélyeknek vannak kitéve, többek között az adventív, agresszívan terjedő fás és lágyszárú növények inváziójának. Jelen vizsgálatban a fás szárú adventívek arányát tanulmányoztam húsz patakszakaszt összevetve.

A vizsgált patakok az ország négy különböző területén helyezkednek el. Mind a négy területen öt-öt, egyenként tíz kilométer hosszú patakszakaszt mértem fel, külön azok jobb és bal oldalát. A vizsgált patakszakaszok az Észak-Mezőföldön: a Benta-patak Sósút és Százhalombatta között (10 km), a Szent László-patak Martonvásár és Ercsi között (10 km), valamint a Váli-víz Alesútdoboz és Besnyő között (30 km). A Kisalföldön a Csángota-ér Gyömöre és Mórchida között (10 km), a Sokorói-Bakony-ér Felpéc és Koronóc között (10 km), a Veszény-ér Bársonyos és Töltéstava között (20 km) és a Cuhai-Bakony-ér Bársonyos és Mezőörs között (10 km). A Kiskunságon a Csukás-éri-főcsatorna Kecskemét és a Fehér-tó között (30 km), illetve a Félégyházi-vízfolyás Kiskunfélegyháza és Gáter között (20 km). A Dráva-melléken a Pécsi-víz Velény és Magyartelek között (10 km), az Almás-patak Almamellék és Mozsóg (10 km), valamint Csörtő és Denesháza között (10 km), a Gyöngyös Tótszentgyörgy és Kétújfalu között (10 km) és a Nyugati-Gyöngyös Kálmánca és Pettend között (10 km).

Munkám során az alábbi fás szárú adventív fajok előfordulását tanulmányoztam: *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa*, *Celtis occidentalis*, *Elaeagnus angustifolia*, *Morus alba* és *Robinia pseudo-acacia*. Feljegyzéseket készítettem továbbá a vitatott őshonosságú, kultúrákból kivadulók, és patakpartokon az adventívekhez hasonlóan jól megtelepedő *Juglans regia*-ról, valamint a nem fás szárú, de egyes cserjékhez igen hasonló terjedési tulajdonságokkal rendelkező *Reynoutria japonica*-ról is. A patakok mellett haladva tíz méteres szakaszokat tekintettem egy egységnek, és feljegyeztem, ha a fentiek közül valamelyik faj egy ilyen egységben jellemzően fellelhető.

A vizsgálat során felmért 400 km-nyi (200 km jobb és 200 km bal) patakpartról elmondható, hogy adventív fajok foglaltak el összesen mintegy 14,78 km-t. Ebből legnagyobb részesedése a *Robinia pseudo-acacia*-nak volt: 37,28%, amit két faj közelített meg: az *Amorpha fruticosa* (29,77%), valamint az *Acer negundo* (15,36%). A többiek aránya a patakparti növényzetben ennél jóval csekélyebb volt: *Juglans regia*: 5,94%, *Elaeagnus angustifolia*: 4,26%, *Reynoutria japonica*: 3,59%, *Morus alba*: 2,57%, *Ailanthus altissima*: 0,88%, *Celtis occidentalis*: 0,34%. A legtöbb adventív (összesen 7,82 km) a Dráva-melléken fordult elő, melynek túlnyomó többségét az *Amorpha fruticosa*, az *Acer negundo* és a *Robinia pseudo-acacia* tették ki. Itt egyáltalán nem fordult elő a *Celtis occidentalis* és az *Elaeagnus angustifolia*. Kevesebb, mintegy 3,48 km-nyi adventívet felmutató élőhely volt a Kisalföldön. Itt – noha minden, a felmérés során megtalált faj előkerült – mindössze a *Robinia pseudo-acacia* fordult elő jelentősebb szakaszon (2,85 km). A Mezőföld északi részén 2,81 km volt az adventív fajok részesedése a patakparti vegetációból. Legnagyobb számban – a Dráva-melléki

területekhez hasonlóan – itt is a *Robinia pseudo-acacia*, az *Amorpha fruticosa*, és az *Acer negundo* nő, bár a *Reynoutria japonica* és az *Elaeagnus angustifolia* is szép számmal került elő. Az *Ailanthus altissima*, a *Celtis australis* és a *Morus alba* nem volt fellelhető. Legkevesebb fás szárú adventív fajjal – a fászszerűak minimális mennyiségének köszönhetően – a Kiskunságon találkoztunk. Itt az *Elaeagnus angustifolia* uralkodik a *Robinia pseudo-acacia*-val, az *Amorpha fruticosa* viszont egyáltalán nem került elő.

A vizsgált adventív fajok a patakparti élőhelyeken könnyen terjednek. Noha a part- és árvízvédelmi kezeléseknek (kotrás, gyomirtás kezelése, kaszálás, favágás) köszönhetően arányuk még nem túl magas, és többségük fiatal példány, csak kevesen érik meg a nagyobb termetet, mindenképpen érdemes lenne az értékesebb területeken átfolyó patakok mentén akár szálánkénti irtással is foglalkozni, hogy a propagulumok terjedését ilyen módon is gátoljuk.

6. CZÚCZ B.: *Fászszerű adventívok terjedésének vizsgálata a budai várban*. Hozzájárult: BOTTA-DUKÁT Z., CSONTOS P., DANCZA I., SZENTESI Á.
7. VARRÓNÉ DARÓK J.: *Növényanatómia/botanika kisszótár* (szerkesztés alatt álló könyv bemutatása). Hozzájárult: BOTTA-DUKÁT Z., CSONTOS P., BUGÁR-MÉSZÁROS K., PENKSZA K.

1392. szakülés, 2003. november 3.

1. VOJTKÓ A.: *Reliktum jellegű növénytársulások karakterfajainak elterjedési lehetőségei*.

Terepi megfigyelések szerint, egyes reliktumnak tekintett növényfajoknak tágabb körben, több növénytársulásban és élőhelyen való előfordulását lehet tapasztalni. Ez a tény volt az indítéka, hogy alaposabb kutatásokba kezdjünk annak kiderítésére, hogy milyen lehetőségek adódnak ezeknek a feltételezetten régóta egy termőhelyen élő növényeknek, növényegyesületeknek a terjedésre, vándorlásra.

Kiválasztva 6 nagy felvételszámmal reprezentált növénytársulást (*Seslerio hungaricae-Fagetum*, *Tilio-Sorbetum*, *Tilio-Fraxinetum*, *Phyllitidi-Aceretum*, *Corno-Quercetum*, *Aconito-Fagetum*), a referenciának tekinthető szakirodalom alapján (ZÓLYOMI 1967) táblázatba rendeztük karakterfajkészletüket. Ezek a fajok részben reliktumok, illetve általánosan elterjedt, nem reliktum fajok. A terjedésben nincs különbség köztük, inkább abban, hogy a reliktumok többször refúgiumokhoz kötöttek, míg a többi faj, ha az élőhelye megfelel, nagy valószínűséggel elő is fordul az elterjedési határán belül az adott területen.

Figyelembe vettük többek között az egyes növények diaszpóráinak méretét, terméstípusát, terjedési módját, vegetatív szaporodásának lehetőségét. Az adatmátrixot többváltozós analízissel osztályoztuk (SYN-TAX III). A kapott dendrogram egyes csoportjai jellemző módon a hasonló elterjedéssel bíró fajok kerültek, amelyek közel azonos szerepet töltenek be a különböző felsorolt növénytársulásokban. Ilyen jól elkülönülő fajok a szélel terjedő többnyire fás szárú növények, a főként anemochor aszmagosok, az apró magvú szurdokerdei fajok, az apró magvú sziklaerdei taxonok. Elkülönültek az anemochor „kicsi” termésűektől az anemochor „nagy” termésűek. Hasonlóan elváltak az endozoochóriával terjedő kis és nagy méretű termésű fajok. Megállapítható, hogy az apró magvú, kis távolságokra eljutó propagulumok helyhez kötött reliktumokat jeleznek kevés előfordulási adattal (unikálisak), míg a főként zoochóriával közlekedő diaszpórák több hasonló társuláson átnyúló elterjedést mutatnak. A földrajzilag is és élőhelyileg is közeli társulások (*Seslerio-Fagetum* – *Tilio-Sorbetum*, *Seslerio-Fagetum* – *Phyllitidi-Aceretum*, *Tilio-Fraxinetum* – *Corno-Quercetum*, *Aconito-Fagetum* – *Phyllitidi-Aceretum*) fajai közel azonosak, nagyban átfednek, vagy egybeesnek. Az osztályozás eredményeként egy csoportba került növényfajok, amelyek hasonló módon terjednek, vagy a lehetőség kb. azonos ezeken a csoportokon belül bizonyos növényfajoknál, választ adhat arra, hogy a különböző növénytársulásokban előforduló ilyenféle fajok végül is elterjedtebbek, vagy miért nem elterjedtek. Az egyes csoportok ismeretében következtetni tudunk a kevésbé ismert növényfaj elterjedési módjára, illetve esetlegesen annak idejére, hogy mikori reliktum, és az elterjedéséből fakadóan pedig további viselkedésére. A különböző társulások karakterfajai, bár vitalitásuk egy bizonyos társulásban a legnagyobb, nem tekinthetők egyedül az adott társulásra jellemzőnek, hanem egyszerre több életközösség fajkészletében is jelen vannak. Kivételt jelent ez alól a *Phyllitidi-Aceretum*, melynek több faja jól elkülönülő csoportot alkot, amelyek közül néhányat glaciális reliktumként tartunk számon. Ezek a növények általában hűvös mikroklimájú élőhelyeken élnek, tehát hidegkedvelők, és hazánkban egyedülálló ökológiai környezetben a szurdokvölgyek életközösségében jellemzőek. Megfigyelhető, hogy ragaszkodnak bizonyos ökológiai feltételekhez, amelyek között fennmaradhattak, de elterjedésüknek bizonyos mértékben gátat szabhat a megfelelő élőhely hiánya mellett maga a szurdokvölgy is, mint geomorfológiai alakzat. Ez tehát terjedési gátként szerepelhet az apró magvú növények számára. Ezt látszik alátámasztani az is, hogy a vizsgált társulások közül a szurdokerdőkhöz ökológiai viszonyaiban legkö-

zelebb álló sziklaerdők apró magvú, szél útján terjedő növényei már jól láthatóan „áthúzódnak” egymásba, aminek egy lehetséges magyarázata az, hogy ezen társulásokban hiányzik a szurdokvölgyhöz hasonló, a növények elterjedési lehetőségeit korlátozó geomorfológiai tényező. Nem állítjuk, hogy a szurdokerdők karakter-növényei a nálunk különlegesnek mondható ökológiai igényeik és a szurdokvölgyben, mint geomorfológiai formában jelentkező terjedési gát miatt kizárólag szurdokerdőben élnek, hiszen ezen karakterfajok némelyikét elvéve más társulásokban is megfigyelhetjük. Azt viszont biztosra vehetjük, hogy a szél útján való terjedési lehetőségeik korlátozottak. Másrészt – és ez már mindegyik társulásra igaz – figyelembe kell vennünk azt a tényt is, hogy sok növény magja nem rendelkezik az elterjedését szolgáló speciális morfológiával, és ez csak a rövid távú mozgását teszi lehetővé.

Az osztályozáskor két csoportba kerültek a húsos termésű növények. Az egyikben zömmel lágy szárúak és kisebb magvúak vannak, míg a másikban főleg cserjék, melyek viszonylag nagy magvú termést érlelnek. Lehetséges, hogy az előző csoport terméseinek terjesztésében főként a kisebb testű állatok (pl. madarak) vesznek részt, míg az utóbbi fajainak magvait inkább a nagyobb madarak és az emlősök hordják szét. A két csoport közös jellemzője, hogy karakterfajaik a reliktum jellegű társulások közül a *Phyllitidi-Aceretum*-ot kivéve mindegyikben előfordulnak. Ennek egy lehetséges oka a termés-, illetve magterjesztő állatok előfordulása, ill. hiánya lehet. Az egyik ilyen termésterjesztő a muflon, melyről tudjuk, hogy szereti leeszegetni a húsos terméseket, melyek magvait azután élőhelyén mozogva egyik életközösségből a másikba átvittatja ürülékével. De a muflonhoz hasonló termésterjesztő a szarvas is. Mindkettő jelen van az említett életközösségekben, a *Phyllitidi-Aceretum*-ot kivéve, ahol legtöbbször csak átvonulnak. Ezzel is magyarázható, hogy az adott fajok nem jellemzőek a szurdokerdőkre.

Következtetésül megállapíthatjuk, hogy a reliktum növényfajok némelyike napjainkban is terjed, expansziója van. A folyamatsor a következőkben foglalható össze: 1. Fontos szerepű a refúgium, mint a reliktum fajok élőhelye-élettere és egyben mint a génkiáramlásuk központja. 2. Nem elhanyagolható a faj elterjedési módja, a terjedésének lehetősége (anemochor, zoochor). 3. A refúgiumból kikerült diaszpóra más élőhelyen a talaj magbank része. 4. Ahhoz azonban, hogy egy reliktum valóban fenn is maradjon (az új környezetben) annak a helynek az ökológiai adottságai egybe kell, hogy essenek a növény fiziológiai optimumával, hogy ott életerős és szaporodóképes populációt hozzon létre. Ellenkező esetben vagy ki sem csírázik, vagy nem jut el a virágzáshoz és termésképzéshez a növény.

2. VOITKÓ A.: A Tornai-karszt töbreinek cönológiai jellegzetességei.

A Tornai-karszton, a Bódva-völgy felett meredeken emelkedik ki az egykori árter szintjéből az Alsó-hegy. Több kilométer hosszan elnyúló kelet–nyugati irányú gerinc, melynek szélesebb (néhány 100 méteres) és keskenyebb szakaszai is vannak. Északról az országhatárral elválasztott plató hazai felét, a Bába-völgytől keletre eső 500–550 m tengerszint feletti magasságú területet nevezzük Vecsem-bükk-fennsíkknak, amelyet délről a Kopasz-galy – Kis-Kopasz-galy – Nagy-Kopasz-galy szegélyez.

A Vecsem-bükk töbrökkel sűrűn tagolt mészkőfennsíkja érdekes társulásbeli különbségeket mutat, főként mikroklimatikus és lokálmorfológiai okok miatt. A történeti adatok szerint erdős-fás terület volt korábban is, nem rövidítették a vágásfordulót és füves kaszálókat sem alakítottak ki a fennsíkon. Ennek ellenére meglepő, hogy milyen változatos a társulások töbrönkénti megjelenése. A túlnyomórészt gyertyános-tölgyessel, kisebb arányban szubmontán bükkössel borított magaslaton, több mint 100 kisebb-nagyobb beszakadás, felszíni tölcésér található. A zonális társulásokkal borított Vecsem-bükk úgy néz ki, mintha egy jól érlelt sajt lyukaiba különböző tölteléseket helyeznének, amit természetesen csak akkor tudunk elkülöníteni egymástól, ha kikaparjuk őket, vagyis esetünkben le is megyünk hozzájuk és körbejárjuk belülről. A Tornai-karsztot érintő vegetációterképezés során igen izgalmas volt ennek a területnek a feldolgozása, nemcsak a florisztikai adatok sokasága, hanem a társulások sokszínűsége és fajgazdagsága miatt is. Itt sikerült először bizonyítani a szurdokerdő (*Phyllitidi-Aceretum*) töbrőben levő előfordulását, de gyertyános-tölgyest, szubmontán bükköst, hársaskörísest és montán sziklaerdőt is lehetett térképezni. Az egyes társulásokat felsorolva megemlítiük előfordulásuk súlypontját, valamint jelentősebb florisztikai adataikat.

Tilio-Fraxinetum: a tetőkön és töbrőoldalakban alakult ki. Tipikus megjelenésében és fajkészletében a Körte-zsomboly körüli állomány, ahol *Carex brevicollis*, *Daphne mezereum*, *Festuca altissima* él a társulásban. Az Alsó-hegy pereme felé eső keleti szakaszon a *Carex brevicollis* tömege mellett *Carex michelii*, *Cephalanthera damasonium*, *Lathyrus pisiformis*, *Maianthemum bifolium*, *Melica picta*, *Melittis grandiflora*, *Piptatherum virescens*, *Thalictrum minus*, *Waldsteinia geoides* is előfordulnak.

Melittio-Fagetum: zonálisan is és a töbrök kitöltéseként is előfordul. Utóbbiban elegyes lomkoronaszintű idős állományokkal is találkozhatunk. Ritkább fajai a *Daphne mezereum*, *Maianthemum bifolium*, *Prenanthes purpurea*, *Rosa pendulina*.

Mercuriali-Tilietum: szinte csak töbrökben található, de ott gyakori megjelenésű. Egyik legérdekesebb állománya a Banán-zsomboly körül található *Daphne mezereum*, *Festuca altissima*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum verticillatum*, *Ribes alpinum*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsi*, *Sorbus aucuparia* fajokkal. Hasonlóan jók az Almási-zsomboly peremén kialakult sziklaerdők is, virágzó és 1,5 m-es *Rosa pendulina*, *Sambucus racemosa* fajokkal.

Phyllitidi-Aceretum: csak meredek falú töbrökben találjuk. Néhány állománya ismert, mind különleges megjelenésű, fajgazdag „erdőfolt”. Ritkább növényei: *Adoxa moschatellina*, *Daphne mezereum*, *Festuca altissima*, *Lunaria rediviva*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polypodium interjectum*.

A különböző társulásokat előfordulásuk arányában megállapított mintaszámban felvételeztük. A cönológiai analízis kimutatta a Fagetalia, Fagion elemek túlsúlyát a társulásoknál, a hársas-körises kivéve, ahol a *Quercus-Fagetea*, *Quercetea* fajok dominálnak.

A töbrök eltérő növényzetének alaposabb háttérvizsgálatához először a töbrök paramétereit rögzítettük. A különböző társulásokhoz tartozó mintatöbrök egymáshoz viszonyított aránya megfelel a vegetációban betöltött szerepüknek. Például a ritka szurdokerdőt öt minta alapján, az elterjedt gyertyános-tölgyest tíz minta alapján átlagoltuk. Az összehasonlításhoz a következő töbrök-paramétereket vettük figyelembe: 1. átmérő, 2. mélység, 3. térfogat. Úgy gondoljuk, hogy mivel a tengerszint feletti magasság 50 m-en belül változik, így nincs jelentősebb hatással a társulások megjelenésére.

Eredmények: I. *Phyllitidi-Aceretum* (5 töbrök átlaga): 1: 100 m; 2: 22 m; 3: 73 000 m³. II. *Tilio-Fraxinetum* (5 töbrök átlaga): 1: 140 m; 2: 26 m; 3: 135 000 m³. III. *Meliitio-Fagetum* (10 töbrök átlaga): 1: 129 m; 2: 16,5 m; 3: 86 000 m³. IV. *Carici pilosae-Carpinetum* (10 töbrök átlaga): 1: 115 m; 2: 20 m; 3: 69 000 m³. V. *Mercuriali-Tilietum* (15 töbrök átlaga): 1: 77 m; 2: 17 m; 3: 37 000 m³.

Látható, hogy az átlagokat tekintve a hársas-körisések töbrei a legnagyobbak, míg a hűvös klímájú sziklaerdőké a legkisebbek. A különbség több mint 3 és félszeres. A legkülönlegesebb helyzetű szurdokerdő szűk, vagyis mélységéhez képest kis átmérőjű töbrökben található. Ezzel szemben a szubmontán bükkös nagy átmérőjű és kevésbé mély töbrökben alakult ki. A különböző társulások megjelenésében a lejtők meredeksége és sziklás felszíne legalább olyan erős tényező, mint a lokális klímát is kialakító töbrök átmérő és abszolút mélység. A víznyelővel is rendelkező mélyedések, a barlangból kiáramló hideg és párás levegőnek köszönhetően újabb lehetőséget biztosítanak a társulások változatos kialakulásához.

A szerző kutatásait az Aggteleki Nemzeti Park támogatja.

3. PENKSZA K.: *Új Festuca taxon a Bükk és a Mátra hegységből*. Hozzájárult: VOITKÓ A.

4. SRAMKÓ G.: „Közép-dunai flóráválasztós” fajok a Keleti-Cserhát és a Mátra flórájában. Hozzájárult: CSONTOS P., MATUS G., MOLNÁR V. A., SOMLYAY L., VOITKÓ A.

A ZÓLYOMI BÁLINT által 1942-ben leírt „közép-dunai flóráválasztó” jelensége a hazai növényföldrajzi szemlélet egyik alaptételévé vált. ZÓLYOMI (1942) munkájában a Magyar-középhegység Duna által kettéosztott két felének flórájában lévő különbségeket értelmezi, elsősorban a két fél éghajlatában lévő alapvető különbség alapján. A későbbi florisztikai munkákban sokszor „közép-dunai flóráválasztós fajok” néven emlegették azokat a fajokat, melyek a Magyar-középhegység vagy az egyik, vagy a másik szárnyára jellemzőek. Már ZÓLYOMI eredeti cikkében is kiemeli, hogy a Dunántúli-középhegységben jellemző növényfajok egy része megjelenik az Északi-középhegységben is. Az ilyen florisztikai adatok mindig jelentős érdekességet jelentettek, és az utóbbi években – főleg az Északi-középhegység nyugati részén – számuk örömdetesem megemelkedett. Különösen szembeötlő ezen fajok florisztikai adatainak száma a Keleti-Cserhát és a Mátra hegység területén, melyet az alábbi táblázat foglal össze.

A Mátra és a Keleti-Cserhát, valamint közvetlen környékük flórájában megjelenő, hazánkban súlypontosan dunántúli elterjedésű fajok.

A „+” az adott faj meglétét jelzi a területen, a „*” a csupán egy-két lelőhellyel ismert fajokra utal. Az adatok után írt „?” az adat napjainkra bizonytalanává vált voltára utal.

A vizsgált területnél keletebbre eső előfordulásokat csak Magyarország területéről vettem figyelembe. A fajok némenklatúrája SIMON (2000) művét követi

Faj	Keleti-Cserhát	Mátra	Előfordulása keletebbre
1. <i>Allium moschatum</i>	+ *		Medves: Salgó
2. <i>Artemisia alba</i>		+ *	(Medves), Bükk
3. <i>Carex halleriana</i>	+		Upponyi-hát
4. <i>Carex strigosa</i>		+? *	Szatmári-sík
5. <i>Corydalis pumila</i>		+	
6. <i>Crepis nicaeensis</i>		+? *	Kisgyőr?
7. <i>Fraxinus ornus</i>	+	+	Bükk
8. <i>Gladiolus palustris</i>		+? *	
9. <i>Globularia punctata</i>	+	+? *	Tornai-karszt
10. <i>Hepatica nobilis</i>	+		
11. <i>Lathyrus pallescens</i>		+? *	
12. <i>Linum trigynum</i>		+ *	
13. <i>Luzula forsteri</i>		+	
14. <i>Medicago rigidula</i>		+ *	Bükk: Szarvaskő
15. <i>Ononis pusilla</i>	+		Ny-Bükk, Upponyi-hát
16. <i>(Orchis simia)</i>	+ *		
17. <i>Orlaya grandiflora</i>	+	+ *	Szarvaskő, Tolcsva?
18. <i>Pisum elatius</i>		+? *	Szilvászvárad?
19. <i>Plantago argentea</i>		+ *	
20. <i>Potentilla micrantha</i>	+	+	Bükk: Szarvaskő
21. <i>Primula vulgaris</i>		+ *	Tarna-völgy *
22. <i>Rosa arvensis</i>		+	
23. <i>Rosa stylosa</i>		+? *	
24. <i>Scrophularia scopolii</i>		+? *	Szatmári-sík
25. <i>Seseli hippomarathrum</i>	+ *		
26. <i>Trigonella monspeliaca</i>	+ *		Szarvaskő?, Upponyi-hát
27. <i>Valeriana dioica</i>	+	+	Tarna-vidék, Upponyi-hát
28. <i>Vicia lutea</i>	+ *	+ *	

A fenti fajok elterjedését a Mátra és a Keleti-Cserhát térképen ábrázolva, azok alapvetően két csoportra oszthatók. Az egyik csoportba az előfordulások elsősorban a Nyugati-Mátrára és a Keleti-Cserhát nyugati és keleti peremeire összpontosulnak; míg a másik csoportba a Mátra déli és központi területein, valamint a Keleti-Cserhától északra (Ipolytarnóc környéke), valamint a Medves és a Karancs területére összpontosulnak. Előbbi előfordulási mintázatot mutatja a fenti táblázatban az 1., 2., 3., 5., 6., 7., 9., 11., 14., 15., 17., 18., 19., 20., 25., 26. és a 28. sorszámú faj, utóbbit a 4., 8., 10., 13., 16., 21., 22., 23., 24. és 27. sorszámú.

Az itt észlelt különbség okát keresve elsőként vizsgáljuk meg a terület jellemző éghajlatát. Ehhez KAKAS (1960) munkájában közölt térképet használhatjuk fel, melyet készítői nagyszámú éghajlati mérőállomás adatai alapján az egyes kistjak jellemző éghajlati különbségeinek kimutatására terveztek. Ezen jól látszik, hogy az első csoportba sorolt fajok elterjedési mintázata jól korrelálható az éghajlati térképen „mérsékelt meleg, mérsékelt száraz, enyhe télű” éghajlati zónával, amely egy (szub)mediterrán típusú éghajlat hatásaként értékelhető. Ez az éghajlati típus hazánkban a Balaton-felvidéktől a Dunántúli-középhegység és a Kisalföld területén keresztül éppen a Nyugati-Mátraig húzódik, ahonnan igen keskeny sáv formájában az Északi-középhegység déli peremén fut végig Tokaj-Hegyaljáig. Azaz ezen fajok elterjedését úgy tűnik, hogy a fent említett „szubmediterrán” típusú éghajlat befolyásolja. Ezt erősíti, hogy számos ide sorolt faj SIMON et al. (1992) alapján szubmediterrán flóraelem, amelyek areája többé-kevésbé hasonló, és ez hasonló klímaigényt is tükröz (ZÓLYOMI 1942).

A második elterjedési típusba sorolt fajok mátrai és keleti-cserhádi elterjedésében az a közös, hogy minden esetben többé-kevésbé montán klímahatású területeken jellemző előfordulásuk. Ha megnézzük az ide került

fajok flóraelem típusát, akkor azt látjuk, hogy nagy részük atlantikus flóraelem, (elsősorban atlanti-mediterrán). Amennyiben ezen fajok esetében atlantikus klímaigényt feltételezünk, akkor jó magyarázatnak tűnik előfordulási mintázatukra az, hogy az egyre kontinentálisabbá váló klímában a montaneitás fokozódása a klíma ki-egyenlíttetebbé válását, és ezáltal egyfajta „atlantikus jellegűvé” válását okozza.

További következtetések levonását teszi lehetővé a vizsgált fajok Kárpát-medencei elterjedésének vizsgálata. Általánosságban elmondható, hogy az előbbi csoportba sorolt, a továbbiakban „szubmediterrán típusú” fajok elterjedése a medencében meglehetősen hasonló. Szinte mindig az jellemző, hogy areájuk egyrészt a Dunántúli-középhegységre koncentrálódik, áthúzódnak a Mátra és a Keleti-Cserhát területére, illetve attól északra a Selmeci- és Osztróvszki-hegység déli oldalára, valamint mindig csupán pár lelőhelyen esetleg megjelennek Szlovákia nyugati felében, főképp a Kis-Fátrában. Másrészt Erdélyben általában ritkaságnak számítanak, és előfordulnak az Al-Duna vidékén, valamint Déva és Vajdahunyad környékén, emellett megjelenhetnek – de mindig szórványosak – az Erdélyi-medencében és az Erdélyi-szigethegység nyugati peremén. A második csoportba sorolt fajok, a továbbiakban „atlanti típusú” fajok, elterjedésére az jellemző, hogy areájuk déli irányból felhúzódik a Dél-Dunántúl területére, majd a nórikus területeken fut északi irányba, ahonnan benyúlik a Dunántúli-középhegység nyugati területeire, valamint Pozsony környékén át a Sztrázso-hegység, valamint a Kis- és Nagy-Fátra területére, majd ettől keletebbre Iglo és a Dél-Szerémség környékéig. Erdélybe szintén a Cserna-völgy környékén át húzódik be areájuk, ahol meglehetősen kiszélesedve lefedi Erdély nagy részét, itt-ott a Partium irányába is kinyúlva északi irányban a Vihorlát hegységig terjednek, ahol az Északi- és Keleti-Kárpátokat elválasztó határig érnek.

Az „atlantikus típusú” fajok Kárpát-medencei, főképp felvidéki elterjedésével foglalkozik RADOVAN HENDRYCH számos munkája. HENDRYCH (1985) megállapítja, hogy Szlovákiába a nevezett fajok az atlantikus klímafázis során az illír területek felől két útvonalon érkezettek. Egyrészt az ún. „illír-nórikus” úton, amely az Alpok keleti lábainál vezet északi irányba, és a fajok így a Fátrákon keresztül keleti irányba tartanak. Másrészt behatolásuk a medencébe az ún. „dácikus” úton keresztül, Erdély nyugati felén át a Vihorlát irányába történt. A fajok egy részénél vagy az előbbi, vagy az utóbbi, vagy mindkettő sikeres lehetett. Ezt a feltételezett migrációs útvonalat kiegészíthetjük azzal, hogy a fajok egy része a Felvidék felől a Polyána és Jávoros hegységek vonalában déli irányba nyomulva elérte a Medves, majd délebbre a Mátra és a Tarna-vidék területét. Ezt erősíti – a fent említettek kivül – számos, a Medves északi oldalán előforduló faj is, mint a *Buphthalmum salicifolium* vagy a *Carex fritschii* (bővebben lásd CSIKY 2003). Itt kell megemlíteni, hogy HENDRYCH (1996) szerint a mátrai *Primula vulgaris* (és így esetleg más, itt előforduló fajok is) lehet dácikus eredetű is.

A „szubmediterrán típusú” fajokra hasonló, feltételezhető migrációs útvonalat szerkeszthetünk, ha tekintetbe vesszük a fajok jelenlegi Kárpát-medencei elterjedését. Néhány ilyen típusú faj elterjedési adatait egy térképen ábrázolva az alábbi útvonalat tételezhetjük fel. A Balkán-félsziget felől a fajok szintén az „illír-nórikus” útvonalon haladhattak északi irányba, azonban elterjedésük elágazott két irányba. Az egyik ágon észak felé a Morva-medence felé haladhattak, valahol elágazva a Kis-Fátra felé. A másik irány a Dunántúli-középhegységen keresztül vezetve a Selmeci-, Osztróvszki-, Medves és Mátra hegységek pereméig tart. Ugyanezen fajok déli irányból határozottan a Cserna-völgyében léptek be Erdély területére, majd Déva környékén elágazhatott az útvonal egyrészt az Erdélyi-szigethegység nyugati pereme felé, másrészt az Erdélyi-medence déli és nyugati pereme felé. Ebből az útvonalból – itt nem részletezett megfontolások mellett – adódhat, hogy a „szubmediterrán típusú” fajok penetrációja az atlantikus fázis utánra tehető, és napjainkban is tart, amit másodlagosan elősegíthet az egyre fokozódó emberi tevékenység (lásd RYBNÍEK és RYBNÍEKOVÁ 1992).

A fenti feltételezéseknek megfelelően a Mátra és a Keleti-Cserhát területén megjelenő „közép-dunai flóraválasztó” fajok esetében az alábbi megállapításokat tehetjük.

A fajoknak csupán egy része származik a Dunántúlról, mégpedig a „szubmediterrán típusú” fajok. A másik csoportba tartozó fajok, habár hazánk területén legközelebb sok esetben a Dunántúlon fordulnak elő, felvidéki (vagy esetleg erdélyi) eredetűek. Utóbbiak őshonosságához ez esetben nem férhet kétség, bár elképzelhető, hogy mai elterjedésüket antropogén hatások is befolyásolták.

A Közép-dunai Flóraválasztó csak a korlátozott mértékben használandó, csak a fajok egy részére, mert a két középhegység fél markánsan eltérő klímája (mediterrán jellegű – kontinentális jellegű) csak a fajok egy része esetén okozza (közvetlenül) a flórában jelentkező különbségeket.

Irodalom:

CSIKY J. 2003: A Nógrád–Gömöri bazaltvidék flórája és vegetációja. *Tilia* 11: 167-339. – HENDRYCH R. 1985: *Hacquetia epipactis* und die Bedeutung ihres Vorkommens in der Tschechoslowakei. *Acta Univ. Carolinae, Biologica* 1981: 333-365. – HENDRYCH R. 1996: *Primula vulgaris* in der Slowakei und in den umliegenden Gebieten. *Preslia* 68: 135-156. – KAKAS J. 1960: Természeti kritériumok alapján kijelölhető éghajlati körzetek Magyarországon. *Időjárás* 64(6): 328-339. – RYBNÍEK K., RYBNÍEKOVÁ E. 1992: Past human activity as a florogenetic factor in Czechoslovakia. A review. *Acta Bot. Fennica* 144: 59-62. – SIMON T. 2000: A

magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok-virágos növények. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, 976 pp. – SIMON T., HORÁNSZKY A., DOBOLYI K., SZERDAHELYI T., HORVÁTH F. 1992: A magyar edényes flóra értékelő táblázata. In: SIMON T.: A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok, virágos növények. Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 791-874. – ZÓLYOMI B. 1942: A középdunai flóráválasztó és a dolomitjelenség. *Bot. Közlem.* 39(5): 209-231.

5. BARTHA S., CAMPETELLA G., CANULLO R.: Másodlagos erdő és őserdő aljnövényzetének összehasonlítása Bialowieza (Lengyelország) közelében. Hozzájárult: MOLNÁR V. A., TIMÁR G., VOJTKÓ A.

Bialowieza környékén található Európa egyik legtermészetesebb állapotban megőrzött síkvidéki erdő-területe. A terület a 15. század óta védett (mint királyi vadászterület) és 1921 óta élvez szigorú védeltséget. Az itt található domináns erdőtársulás (*Tilio-Carpinetum*) ezért különösen alkalmas társulásszerződési vizsgálatokra. A szigorú védeltség bevezetése előtt 1910-ben az erdő egy kisebb részét (100 m × 1000 m-es sávokban) kivágták. Ezek a területek, amelyeket minden irányból őserdő vesz körül, azóta spontán regenerálódnak. Jelenlegi vegetációjuk klasszikus fitocönológiai módszerekkel már az őserdővel azonos társuláshoz sorolható, bár a lombkoronaszint szerkezete még kissé eltérő. Munkánkban az eredeti és a másodlagos erdők 6–6 állománya aljnövényzetének térbeli szerveződését hasonlítottuk össze mikrocönológiai módszerekkel. A mintavételezés során az aljnövényzet növényfajainak jelenlétét rögzítettük 1000 db érintkező 20 cm × 20 cm-es mikrovadrátról álló ellipszis alakú transzkekben. Jelenlétnek a másfél méter magasság alatt előforduló növényfajoknak a mikrovadrátokba eső vetületét tekintettük. A bent gyökerező egyedeket külön jelöltük. A lombkoronaszintet és az állati zavarásokat (különböző korú vaddisznótúrásokat) külön tipizáltuk és a transzkekt mentén feljegyeztük e típusok határait is. Az adatokat JUHÁSZ-NAGY információstatistikai modelljeivel elemeztük. Bár a transzkek mentén regisztrált lombkoronaszint-típusok és zavarások tekintetében az őserdő lényegesen heterogénebb volt, nem sikerült statisztikailag is szignifikáns különbséget találni a vizsgált cönológiai állapotjelzők (a florális diverzitás és az asszociátum maximumai, ill. a hozzájuk tartozó karakterisztikus térbeli skálák) értékeiben. Eredményeink szerint a több mint 90 éves állományok aljnövényzete (legalábbis a térbeli szerveződés tekintetében) már hasonlít az őserdőhöz. Eredményeink interpretációjánál azonban óatosan kell eljárni, mert tekintetbe kell venni, hogy a vizsgálat előtt az erdőt jelentős (*Operopthera brumata* általi) rovarkártétel érte, ami a lombkoronaszint felnyílása miatt önmagában is okozhatta az eredeti és a másodlagos aljnövényzet közötti különbség csökkenését.

6. PINKE GY.: Gyomflorisztikai megfigyelések az Északnyugat-Dunántúlon.

A 2002-es és 2003-as években közel 400 társulástani felvétel készült a Dunántúli-középhegység és a nyugat-magyarországi peremvidék extenzív gabonavetéseiben. Általánosságban elmondható, hogy a vizsgált térségek kiscsarnokai is az intenzív növénytermesztési módszerek jellemzőek és a vegyszeres gyomirtásban nem részesült táblák száma kevés. Ennek következtében a terület gyomflórája meglehetősen elszegényedett, de a csekély számú, tartós extenzív művelés alatt álló szántókon még fajokban gazdag a gyomvegetáció. A Bakony-vidék meszes termőhelyein olyan ritka gyomfajok is előkerültek, mint pl. az *Adonis flammea*, *Althaea hirsuta*, *Bupleurum rotundifolium*, *Calepina irregularis*, *Caucalis platycarpus*, *Orlaya grandiflora*, *Polycnemum majus*, *Thesium dollineri* és *Turgenia latifolia*. A Dunazug-hegyvidéken helyenként még fellelhető a *Legousia speculum-veneris*, ez utóbbi növényt 2003-ban a Kőszegi-hegységben is megtaláltuk. Az Őrség, Göcsej, valamint a Kemeneshát savanyú talajairól a következő ritka fajok méltóak említésre: *Aphanes arvensis*, *Bromus secalinus*, *Filago minima*, *Filago vulgaris*, *Herniaria hirsuta*, *Hypericum humifusum*, *Montia fontana*, *Myosurus minimus*, *Spergula arvensis*, *Thlaspi alliaceum* és *Ventenata dubia*.

Készült az OTKA F 038119 sz. pályázat támogatásával.

7. PINKE GY.: Az északi veronika (*Veronica agrestis* L.) új hazai előfordulása.

A fajt a szerző BALOGH LAJOS társaságában, 2002 áprilisában találta meg az alpokaljai Kétyölgy (Ritka-háza) település közelében, két szomszédos kiscsarnok kalászos vetésének kora tavaszi aspektusában. 2003-ban többek között MESTERHÁZY ATTILÁVAL, SCHMIDT DÁVIDDAL és UGHY PÉTERREL a környéket többször is átkutattuk, de az előző évben megtalált lelőhelyeken kívül újabbakat nem sikerült felfedeznünk. A már említett két kis méretű szántón azonban 2003-ban, a csúcsvirágzás idején MESTERHÁZY ATTILA több százra becsülte a példányszámot. A termőhely savanyú kémhatását több kísérő faj is (pl. *Anthemis arvensis*, *Aphanes arvensis*, *Scleranthus annuus*) jelzi. Az északi veronikának hazánkban ez valószínűleg a harmadik előfordulási adata.

Számos régi flóraműben szerepel a *Veronica agrestis*, de ezek minden bizonnyal a *Veronica polita* egyik korábbi társnevére vonatkoznak. Így Soó (1968) kézikönyvébe csak a soproni és a sümei előfordulás került be. Sopron környékén talán már WALLNER (1903) is megtalálta, a Növénytarban viszont KÁRPÁTI ZOLTÁN gyűjteményéből szerepel egy sopronbálfalvai, 1944-es herbáriumi lap. Megjegyzendő BORBAS (1887) burgenlandi adata (Pinkafő), amelynek szintén van herbáriumi lapja a Növénytarban. SIMON (2000) határozójában a következőt olvashatjuk a növényről: „Ritka gyom, egykori adatai (Sopron, Sümeg) megerősítendők”. A *V. agrestis* mészkerülő, tőlünk nyugatabbra a szántók és nedves, tápanyagban gazdag kertek növénye.

A morfológiai leírása HÜGIN és HÜGIN (1994), valamint ADLER et al. (1994) nyomán a következő: 3–10 cm magas, 5–20(30) cm szélesen elterülő, szőrös, egyéves növény. A lombszelevek hegyes fogakkal bemosztertek (4–6(8) foggal mindkét oldalon), olykor csaknem fűrészelt szélűek, nem vagy alig aláhajló élűek. A felső murvalevél többnyire keskenyebb mint az alsó. A pártá gyakran egyszínű fehér, de ez a tiszta fehér szín olykor csak az alsó pártakaréjra korlátozódik, a pártá többi része pedig halvány rózsaszínű vagy halványkék. A pártá átmérője 4–5(6) mm. A termékes kocsány (5)6–10(15) mm hosszú. A termésen lévő csésze keskeny lándzsás, lekerekített csúcsú, elszórtan szőrös és/vagy mirigyszőrös. A termés oldalról kissé összenyomott, ± éles gerincű, ± gyengén kiálló erezzel, 3,5–4,5(4,7) mm hosszú és 4,5–6(6,3) mm széles, csak hosszabb mirigyszőrőket visel, a rövidebb mirigy nélküli szőrök hiányoznak, néha csaknem kopasz. A bibeszál nem hosszabb a tok kicsipésénél. Virágzik: áprilistól–októberig.

A faj határozása nehéz. Könnyen összetéveszthető más veronika fajokkal. Leginkább a fényes (*V. polita*), a perzsa (*V. persica*) és a fénytelen (*V. opaca*) veronikára hasonlít. Nagyon ritkán a fényes veronikának is előfordulhatnak fehér virágú egyedei, de ott a bibeszál hosszabb a tok kicsipésénél. A perzsa veronika pártájának átmérője pedig nagyobb, többnyire 9–15 mm. A fénytelen veronika esetében pedig a csészelevelek az alapjuknál feltűnően sűrű, hosszú szőrűek.

Irodalom:

ADLER W., OSWALD K., FISCHER R. 1994: Exkursionsflora von Österreich. Ulmer, Stuttgart, 1180 pp. – BORBAS V. 1887: Vasvármegye növényföldrajza és flórája. Vas megyei Gazdasági Egyesület, Szombathely, 395 pp. – HÜGIN H., HÜGIN G. 1994: Veronica opaca in Mitteleuropa – Erkennungsmerkmale, Verbreitung und standörtliches Verhalten. *Flora* 189: 7–36. – SIMON T. 2000: A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok-virágos növények. Nemzeti tankönyvkiadó, Budapest, 976 pp. – Soó R. 1968: A magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve III. Akadémiai Kiadó, Budapest, 506 pp. – WALLNER I. 1903: Sopron környékén található virágos növények és edényes cryptogamok nevei és fajai. Soproni Állami Főreáliskola Értesítője, 42 pp.

Készült az OTKA F 038119 sz. pályázat támogatásával.

8. SCHMIDT D.: A *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth régi-új előfordulása a Kisalföldön.

Hozzászolt: SOMLYAY L.

A karsú vagy szittyós zombor eurázsiai flóaelem, mely a két földrész kontinentális területein honos. Európában elterjedésének nyugati határa Lengyelországban, illetve hazánkban van, a szomszédos Ausztriában már nem fordul elő. A *Festucion ripicolae* csoport egyik ritka kísérőfaja, mely lomberdei klímájú, tápanyagokban és bázisokban gazdag, meleg, száraz, és enyhén meszes lösz- vagy homoktalajú területeken él.

Évelő növény, idővel elfásodó tövéből 60–100 cm magas, vékony, merev, alsó részében elálló szőrös hajtásokat fejleszt. Leveleinek morfológiája igen változatos. A tölalak felső levelei szálasak vagy szálas-lándzsásak, épek, kopaszak. Az alsók válluk felé kacúrosak vagy szárnyasan szeldeltek. Soó (1968) még 4 alakot különít el, ezek közül a csak ép levelekkel rendelkező *f. integrum* él a Kisalföldön. Virágzásának időpontja május–július.

SIMON (2000) biztos hazai lelőhelyeiként a Zempléni- és a Budai-hegységet, valamint a Kisalföldet és Debrecen jelöli meg, Eger mellől és a Balaton-vidékről azonban csak kérdőjelesen közli. A Kisalföldön a 20. század első évtizedeiben POLGÁR SÁNDOR több ízben is gyűjtötte a fajt Nagyszentjános környékén. Az 1941-es flóraműve, ill. az ahhoz csatolt térkép alapján szinte biztos, hogy egykori lelőhelyén került elő ismét a növény – közel 70 év után.

A lelőhely része annak a Győrtől keletre húzódó kisalföldi meszes homokpusztának, amely a Duna árterétől délre, azzal párhuzamosan egészen Komárom-Esztergom megye nyugati részéig húzódik, ott Ács községnél messze lenyúlik déli irányban, és a Bársonyosi-dombknál ér véget. Nagyszentjános környékén az 5–7 méter vastag pleisztocén korú kavicsteraszra nagyrészt homok, kisebb részben lösz rakódott. A karsú zombor lelőhelye ebből a szempontból változatosnak mondható. Maga a növény egy kb. 400 m hosszú és 200 m széles, háromszög alakú, lösszel borított rét nyugati részén él. A rét északi részét az egykori Nagyszentjánosi Állami Gazdaság által 50 éve létesített öntözőrendszer egyik betoncsatornája határolja. Kelet felé egy másod-

lagosan elszikesedett terület van, amelyen azonban előfordulnak értékes növények (*Iris spuria*, *Silene multiflora*, *Samolus valerandi*). Délről a Jegespusztára vezető betonút, azon túl homoki szántók határolják. A környező művelt területeken a *Salsola kali*, *Amaranthus blitoides*, *A. albus* alkot homoki gyomtársulást. Az öntözőcsatorna létesítése bizonyára hatással volt a rét vízellátására, amelyet kaszálással láthatóan művelnek. 2003. július 10-én a flóratérképezési program terepmunkái során egy alig 1 m²-es állományát találtam a rét nem kaszált, kb. fél méterrel magasabban fekvő szélén. A növények ekkor már terméseiket érlelték. Egy héttel később MESTERHÁZY ATTILA társaságában a rét üdőbb gyepeiben elszórtan néhány száz tőből álló populációját találtuk. Ezek még javában virágoztak, tehát a kaszálás után szökkentek szárba, terméseiket mintegy 3–4 hét késéssel érlelték be. E sok emberi hatást meglepő módon túlélte a növény, éppen ezért itteni termőhelyén – a kis populáció ellenére – nem érzem kipusztulással közvetlenül fenyegetettnek, feltéve ha a rétet nem hasítják fel. Érdekes módon a csatorna és a bekötőút között megmaradt egy 3–4 m széles háborítatlan löszgyepsáv, amin *Astragalus exscapus*, *A. asper*, *A. austriacus*, és *Taraxacum serotinum* is él. Itt azonban a *Sisymbrium polymorphum* nem fordul elő.

1992-ben a Pannonhalmi TK részeként védett lett a homokpuszta egy része; a győrszentiváni Gazdák-erdeje, a Gönyői-erdő és az Erebe-szigetek. Érdemes lenne 3 kisebb fragmentummal bővíteni ezt: a karcsú zsombor élőhelyét képező löszgyepmaradványfoltot kívül az M1-es autópálya gönyői lehajtója mellett található 2 homokbuckasorral. Értéküket a rajtuk található 14 védett növényfaj, köztük a Győr-Ménfőcsanak-Sopron megyében egyedül itt élő *Astragalus asper* és *Peucedanum arenarium* képezi.

Irodalom:

POLGÁR S. 1911–1912: A Győrmezei homokpuszták növénylete. Győri Áll. Főreálisk. 1911–1912. évi értesítője. – POLGÁR S. 1941: Győrmezei flórája. *Bot. Közlem.* 38: 5–6. – SIMON T. 2000: A magyarországi edényes flóra határozoja. Harasztok–virágos növények. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest. – Soó R. 1968: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve III. Akadémiai Kiadó, Budapest.

1393. szakülés, 2003. november 17.

1. VOITKÓ A.: A Keleti-Cserhát 1 : 10 000-es vegetációtérképezésének eredményei.

A Keleti-Cserhát területéről újabban több publikáció is közöl florisztikai-fitocönológiai eredményeket (BÁNKUTI 2000, HARMOS és SRAMKÓ 2000, HARMOS et al. 2001, HÖHN et al. 1996, KUN 1996, KUN et al. 2000, KUN és ITTÉS 2000, PENKSZA és TÓTH 1992), így nem számít fehér foltnak az Északi-középhegységben. A növénytársulások és növényfajok szorosabb összefüggéseit kimutató és kutató vegetációtérképezés viszont mindeztől hiányzott, így célszerűnek látszott hozzálátni az alaposabb botanikai feltárás érdekében. Ez a munka 2001-ben kezdődött és a tervek szerint 2004-ig tart. Az eddigi eredmények megerősítik a flóra- és vegetáció ismeretében a szakirodalomban leírtakat, némely vonatkozásban kiegészítve, pontosítva azokat. Így a flóra tekintetében érdemes a különböző növényföldrajzi jellegű fajokat csoportosítani, és elterjedésüket nyomon követni. 1. Kontinentális fajok, amelyek előfordulnak a Keleti-Cserhátban: *Acer tataricum*, *Artemisia pontica*, *Cephalaria transsylvanica*, *Chamaecytisus albus*, *Cirsium pannonicum*, *Consolida orientalis*, *Dianthus collinus*, *Echium maculatum*, *Hesperis tristis*, *Lathyrus pannonicus* subsp. *collinus*, *Melica altissima*, *Phlomis tuberosa*, *Spiraea media*, *Stipa tirsia*, *Thlaspi jankae*, *Vinca herbacea*, *Viola ambigua*, *Waldsteinia geoides*. 2. Déli (atlanti-) szubmediterrán növények: *Carex halleriana*, *Colutea arborescens*, *Fraxinus ornus*, *Limodorum abortivum*, *Ononis pusilla*, *Orchis militaris*, *Potentilla micrantha*, *Vicia lutea*, *Vicia sparsiflora*. 3. Mezofil, lokálisan bukkös elemek: *Actaea spicata*, *Circaea lutetiana*, *Dentaria bulbifera*, *Galeobdolon luteum*, *Geranium phaeum*, *Lilium martagon*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Polystichum aculeatum*, *Ranunculus lanuginosus*, *Salvia glutinosa*. 4. A száraz tölgyesek, bokorerdők jellemző fajai: *Aconitum anthora*, *Calamintha sylvatica*, *Dictamnus albus*, *Iris graminea*, *Laser trilobum*, *Lychnis coronaria*, *Potentilla alba*, *Primula veris*, *Sorbus domestica*, *Sorbus torminalis*.

A térképezés során eddig talált, a Keleti-Cserhát új növényfajai: *Asperula rumelica*, *Dryopteris dilatata*, *Galega officinalis*, *Orobancha purpurea*, *Potentilla rupestris*, *Teucrium botrys*. Néhány mindeztől ritkának ismert faj, melyeknek új előfordulásait sikerült kimutatni: *Circaea lutetiana*, *Epipactis purpurata*, *Galeobdolon luteum*, *Geranium pratense*, *Prunus padus*, *Waldsteinia geoides*.

A vegetáció vonatkozásában megerősítést nyert a zonális társulások közül a cseres-tölgyesek (*Quercetum petraeae-cerris*) jelentős részaránya: az erdők borítását figyelembe véve ez 75% feletti. Az aljnövényzetében típusjelző a *Poa nemoralis*, *Ligustrum vulgare*, *Carex pilosa*, *Festuca heterophylla*. Gyakori faja az *Acer tataricum*, *Potentilla micrantha*, *Sorbus torminalis*, ritka a *Carduus collinus*, *Chamaecytisus hirsutus*,

Colutea arborescens, *Dictamnus albus*, *Phlomis tuberosa*, *Potentilla rupestris*, *Sorbus aria* s. l., *Vicia sparsiflora*. Közepesen ritka a *Dentaria bulbifera*, *Fragaria moschata*, *Fraxinus ornus*, *Hypericum hirsutum*, *Lactuca quercina*, *Leonorus marrubiastrum*, *Lychnis coronaria*, *Melittis grandiflora*, *Primula veris*, *Ribes uva-crispa*, *Waldsteinia geoides*. A gyertyános-tölgyesek kis kiterjedésűek és fajokban szegények. Megemlíthető ebből a társulásból a *Polypodium vulgare*, *Sorbus torminalis*, *Scutellaria altissima* előfordulása. A bükkös (*Melittio-Fagetum*) csupán néhány állományfoltot képez, azt is a hegységek északi lejtőin, teknőkben. A déli kitettséggű bokorerdőszerű tölgyesekben helyenként konstans a *Fraxinus ornus*, az aljnövényzetben pedig két sásfaj: a *Carex humilis* és a *C. halleriana* jellemző-domináns. Meglehetősen nagy területen térképezhető gyepfoltok vannak a Keleti-Cserhátban, melyek közül a sztyepprétek (*Pulsatillo-Festucetum*) és a félszáraz gyepek (*Polygalo-Brachypodietum*) emelhetők ki fajgazdagságuk és jobb természeti állapotuk okán.

A Keleti-Cserhát eddigi vegetációtérképezése eredményeként két erdőtársulásra hívom fel a figyelmet. Az első, a vulkanikus vonulat (Tepke–Purga–Macska-hegy–Köves-bérc–Varjú-bérc) gerincén, annak tömbösen elváló és meredek oldalain kialakult sziklaerdő, melynek előzetesen a *Tilio-Fraxinetum orn* nom. prov. nevet lehetne adni. Lombkoronaszintjében előfordul a *Fraxinus ornus*, *Sorbus danubialis*, *Sorbus torminalis*, *Staphylea pinnata*, *Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos*. Cserjeszintje nem túl dús, a *Cornus mas*, *Cotoneaster matrensis*, *Spiraea media* alkotja más gyakori fajok mellett (*Crataegus* spp.). Gyepszintjében megemlíthető az *Asplenium septentrionale*, *Bupleurum commutatum*, *Carex digitata*, *Dictamnus albus*, *Galeobdolon luteum*, *Lilium martagon*, *Mercurialis perennis*, *Polypodium vulgare*, *Potentilla micrantha*, *Primula veris*, *Waldsteinia geoides* előfordulása. A másik erdőtársulás, az eddig csupán a Bükkből jelzett bükkös típus, az *Epipactio-Fagetum*. Mátraszőlős felett, lajtamészkö alapközeten a bükkökhöz nagyban hasonló tengerszint feletti magasságban és nagyban hasonló fizionómiával találhatjuk. Lombkoronájában a *Fagus sylvatica* egyedüli faj, de a cserjeszintben jelen van a *Corylus avellana* mellett a *Viburnum opulus* is. Gyepszintje cserhát viszonylatban gazdag, de a bükkinél szegényebb. Előfordul benne az *Actaea spicata*, *Carex digitata*, *Cephalanthera damasonium*, *Convallaria majalis*, *Epipactis microphylla*, *E. purpurata*, *Lilium martagon*, *Melittis grandiflora*, *Ranunculus lanuginosus*, *Sanicula europaea*, *Vinca minor*, *Viola mirabilis*.

Irodalom:

BANKUTI K. 2000: *Luzula forsteri* (Sm.) DC. a Mátrában, adatok a Cserhát flórájához. *Kitaibelia* 5(1): 61–62. – HARMOS K., SRAMKÓ G. 2000: A Csirke-hegy természeti értékei. Nimfea Természetvédelmi Egyesület Macskahere Természetvédelmi Köre, Palotás, 32 pp. – HARMOS K., SRAMKÓ G., STADLER Á. 2001: Adatok a Cserhát edényes flórájához. *Kitaibelia* 6(1): 73–86. – HÖHN M., ITTÉZS P., KECSKÉS F., KUN A. 1996: A Cserhát hegységben végzett flóra és vegetációkutatásaink eddigi eredményei. In: A „LIPPAY JÁNOS” Tudományos Ülésszak előadásainak és posztereinek összefoglalói. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem, Budapest, p. 52. – KUN A. 1996: Kiegészítések és újabb adatok a magyar flóra és vegetáció ismeretéhez. *Kitaibelia* 1: 26–33. – KUN A., ITTÉZS P., FACSAR G., HÖHN M. 2000: Sziklagyepek és lejtősztyepppek a Közép-dunai Flóraválasztó környékén II. Mészkö- és dolomitvegetáció a Cserhát-hegységben. *Kitaibelia* 5(1): 209–215. – KUN A., ITTÉZS P. 2000: Az elbai nőszőfű (*Epipactis albensis* Novakova et Rydlo) a Cserhátban. *Kitaibelia* 5(2): 339–340. – PENKSZA K., TÓTH S. 1992: A Meszes-tető növényzete. In: A „LIPPAY JÁNOS” Tudományos Ülésszak előadásai és posztjei. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem, Budapest, pp. 147–150.

A szerző kutatásait a Bükki Nemzeti Park támogatta.

2. CSECSEKITS A., HALASSY M., SZABÓ R., KERTÉSZ M., VAN DIGGELEN R.: *Sikeresen megtelepedő évelők felhagyott homoki szántókon – ki és miért pont ők?* Hozzászólta: BARTHA S., DANCZA I., PENKSZA K., RÉDEI T., VIRÁGH K.

Magyarországon nagy területen hagytak fel a mezőgazdasági műveléssel, és további felhagyások várhatók a jövőben is, főleg a rossz termőképességű területeken. A felhagyott területek spontán regenerációjának megismerése szükséges az esetleges kezelések, beavatkozások tervezéséhez. Emiatt kezdtünk el vizsgálni egy felhagyott homoki szántókból és szőlőkből álló tájmozaikot a Kiskunságban. A vizsgálatokból kiderült, hogy a spontán regeneráció során az első években az egyéves fajok dominálnak, de már ekkor megtelepednek évelő fajok, majd ezek 5–10 év alatt kiszorítják az egyéveseket és uralkodóvá válnak. Az Alföld jelentős részén évelők alkotta gyepek a potenciális vegetáció, így a felhagyott szántók szukcessziója során is ez a várható végállapot. Mindezek miatt fontos megismerni, mely évelők képesek a gyors betelepülésre és milyen tulajdonságaik teszik őket sikeressé. A növények betelepülését 3 fő tényező befolyásolja: az adott faj életmenet-tulajdonsága, környezeti igénye és területen meglévő propagulumforrás mérete.

Vizsgálatunkban a következő kérdésekre kerestük a választ: A) Miben különböznek a sikeres évelők a tájban jelenlévő többi évelőtől? B) Mi jellemzi a megtelepedésüket? C) Milyen betelepülési stratégiát alkalmaznak a sikeres évelők?

2001-ben fajlistát készítettük egy-két éve felhagyott, 35 m × 75 m területű szántón, és 1 m × 1 m-es négyzetekben feltérképeztük az élő növényfajok elterjedését. Az itt megtelepedett évelők, és ezek közül a legalább 8 négyzetben előforduló, azaz sikeres évelők tulajdonságait hasonlítottuk össze a szántó környezetében előforduló, 55 korábban felhagyott terület élő fajkészletével. A következő tulajdonságok eloszlását hasonlítottuk össze a 3 évelő csoportban: I. növényi életmenet-tulajdonságok (magtömeg, lombszerkezet, lombmagasság, oldalirányú kiterjedés, klonalitás képessége, klonalitás típusa, őshonosság, zavarástűrő); II. környezeti igény (nedvesség, talaj és nitrogénigény, preferált élőhely); III. propagulumforrás nagysága (jelenlét és a tömegesség a környező szántókon). Második lépésben megállapítottuk a sikeres évelők gyakoriságát, elért távolságát és mintázatát a felhagyott szántón. Harmadik lépésben a sikeresen betelepedett évelők térbeli jellemzői és a betelepedést meghatározó tulajdonságok közti kapcsolatot vizsgáltuk.

Megállapítottuk, hogy a megtelepedett évelők közt a tájban előforduló évelőkhöz képest több a tö- és szárlevéllel rendelkező, a szárazságtűrő, a száraz gyepi és homokgyepi faj, viszont kevesebb a szárleveles faj. A sikeres évelők közt több a klonálisan szaporodó, a nagy oldalirányú terjedési képességgel rendelkező, a meszes talajt igénylő és homokgyepi faj, viszont kevesebb a nem klonális faj a tájban előforduló évelőkhöz képest. Mind a megtelepedett, mind a sikeres évelők gyakoribbak és tömegesebbek a környező tájban, mint a nem megtelepedett évelők.

A sikeres évelők közt a leggyakoribb a teljes felhagyott szántót lefedő 1 m × 1 m-es négyzetek 21%-ban volt jelen (*Poa angustifolia*). A homokpusztagyep domináns fajai is gyakoriak voltak (*Stipa borysthena*: 8,5%, *Festuca vaginata*: 5%). A fajok jó része egészen a szántó közepéig eljutott 2 év alatt. A leggyakoribb mintázat a polinomiális volt, mely a szegélyhez való kötődést, foltos terjedést jelzi, de gyakori volt még a lineáris mintázat is, mely gradiensre utal. Random mintázat a vizsgált térléptékben ritka volt.

A sikeres évelők közt a gyakoribbak a „gerilla” típusú klonális növények voltak, valamint ezek tömegesebbek voltak a tájban. A felhagyott szántón távolabbra jutott fajok közt több volt a zárt klonális vagy nem klonális és a kis méretű faj, míg a szántó szélén maradt fajok közt több volt a „gerilla” típusú, nagy méretű faj. A polinomiális mintázatot mutató fajok közt több volt a „gerilla” típusú, nagy oldalirányú kiterjedésű, magasabb nitrogén és nedvesséigényű. A lineáris mintázatot mutató fajok közt viszont több volt a nem klonális vagy „falanx” típusú, kisebb kiterjedésű, kisebb nitrogén és nedvesséigényű. A polinomiális mintázatot mutató fajok gyakoribbak a felhagyott szántó környezetében.

Eredményeink azt mutatják, hogy a felhagyás utáni években az évelők megtelepedését leginkább a klonális terjedés képessége, a nedvesség és élőhely, valamint a propagulumforrás mérete határozza meg. A sikeresen megtelepedő évelők közt két csoportot lehet elkülöníteni: a maggal terjedő, felhagyott terület közepére is eljutó homokgyepi fajokat és a főleg klonálisan terjedő, nagyobb nitrogén és vízigényű fajokat. Alapvető szabálynak tűnik, hogy azok az évelők lesznek gyakoriak és sikeresek az új, felhagyott területen, melyek a környéken gyakoriak.

3. BARTHA S., BAUER N., BÖLÖNI J., CSECSEKITS A., HÁZI J., HORVÁTH A., ILLYÉS E., KUN A., PAPP B., RÉDEI T., RUPRECHT E.: *Felismerhetők-e a parlagokon fejlődő másodlagos gyepek mikrocönológiai módszerekkel?* Hozzászóló: CSECSEKITS A., PENKSZA K., RÉDEI T., VIRÁGH K.

A tájtörténeti vizsgálatok egyre több, korábban szentélynek tartott területről mutatják ki azok másodlagosságát, bizonyítva a korábbi drasztikus emberi zavarás tényét. Ugyanakkor a másodlagos vegetációtípusok jelen állapotuk alapján fiziognómiai módszerekkel sok esetben már nem ismerhetők fel. Tapasztalataink szerint például a kiskunsági száraz homoki gyepek esetében még gyakorlott botanikusoknak is problémát okoz az ősi és a másodlagos gyepek megkülönböztetése. Munkánkban arra kerestünk választ, hogy mikrocönológiai módszerek alkalmazásával találunk-e lényeges különbséget az ősi és a másodlagos vegetáció szerkezetében, azaz a mikrocönológiai módszerek alkalmazása segíthet-e a társulások minősítésében, így a korábban zavart, másodlagos állományok felismerésében. A vizsgálatokat Fülöpháza és Csevharaszt térségében, a KISKUN LTER keretében végeztük. Az ősi és a másodlagos gyeppálmányokat különböző időpontokban készült légifotó-sorozatok segítségével különítettük el. A részletes vizsgálatokra nyolc ősgyepállományt, négy primer szukcessziós állapotot, és 10 különböző korú parlagot választottunk ki. A mintavételezés során a növényfajok jelenlétét rögzítettük 1040 db érintkező 5 cm × 5 cm-es mikrovadrátból álló ellipszis alakú transzektekben. A összehasonlítások háromféle módon készültek: a textúrák osztályozásával, a szünkrétikus mintázatokat reprezentáló florális diverzitás és asszociátum segítségével, ill. részletesebben, diakretikus modellekkel, a páros asszociációk elemzésével. A szignifikáns térbeli asszociáltságokat randomizációs teszttel (random mintázattal, 5000 randomizáció, $p < 0,05$) határoztuk meg az egyedméretek nagyságrendjeihez igazodó 5 cm és 40 cm közötti skálartartományban. A faj/abundancia textúrák összehasonlításán alapuló klaszteranalízis csak a fiatal és a középidős parlagokat különítette el, viszont a primer szukcessziós állományokat és az idős (25 éves vagy

idősebb) parlagok növényzetét hasonlónak találta az ősgyepekkel. A JNP modellek maximumai sem mutattak jellegzetes értékeket a másodlagos gyepek esetében. Itt a legkisebb fajkompozíciós diverzitásokat és a legkisebb asszociátum értékeket a primer szukcesszió és a fiatal vagy középidős parlagok esetében mértük. Az ősgyepek és az idős parlagok egyaránt nagy diverzitást és rendezettséget mutattak, miközben a mért értékek jelentősen átfedtek. A térbeli asszociáltságok a fiatal és a középidős parlagok esetében még jelentősen különböztek, az idősebb parlagok és a primer szukcessziós állományok esetében azonban már hasonlóak az ősgyepekéhez. A hasonló szerkezet ellenére bizonyos funkciók csoportok (pl. az efemer évelők: a *Minuartia verna* és a *Poa bulbosa*, ill. egyes zuzmófajok) még hiányoztak vagy alulreprézentaláltak a másodlagos gyepekben. A legjobb elkülönülést a karakterisztikus maximum skálák tekintetében kaptuk. Az ősgyepek esetében ez a skála (az 1%-nál gyakoribb fajokkal számolva) 0,5 m alatt volt és jól koordináltan ismétlődött állományról állományra, míg a másodlagos állományok karakterisztikus maximum léptéke szinte minden esetben nagyobb, és értékei jelentősen variálnak az egyes állományok között. A nagyobb karakterisztikus térbeli skála jelzi, hogy bár az állomány egészében már összegyűlt a fajkészlet, de a fajok lokálisan még nem képesek tartósan együtt élni. A karakterisztikus léptékek erős ingadozása pedig szabályozatlan abundanciákat és mintázatokat jelez. Eredményeink szerint a gyeptársulások természetvédelmi értékének becsléséhez, a zavartság, ill. a másodlagosság meghatározásához e társulások karakterisztikus térbeli skáláinak kiszámítása a jó módszer.

4. (SITKEI J., MAGYAR L.: *Özönkárosítás felvételezések tapasztalatai erdei fákon és cserjéken.*) – elmaradt.

5. DANCZA I.: *Hacquetia – új botanikai folyóirat Szlovéniában.* Hozzászól: CSECSERITS A., RÉDEI T.

1394. szakülés, 2003. november 24.

I. MATUS G., PAPP M.: *Secale sylvestre* a Nyírségben. Hozzászól: DANCZA I., PENKSZA K.

2003 májusában az eddig csak a Belső-Somogy, Csepel-sziget, Duna–Tisza köze és a Gödöllői-dombvidék homokterületeiről ismert egyéves pázsitfű, a vadrozsnak mintegy 6 hektáros, milliós nagyságrendű egyedet számláló dél-nyírségi előfordulására bukkantunk. A bizonyító példányokat a Debreceni Egyetem Herbáriumában (DE) és az MTM Növénytárában (BP) helyeztük el. A növény élőhelyét a Debrecenről 24 km-re keletre, Vámspércs és Nyíracsa közötti határánál, a vámspércsi víztározótól északnyugatra fekvő buckák magasabb részei képezik (CEU: 8497/4, UTM: ET 76). Az észak–déli irányban mintegy 600 m hosszú, kelet–nyugati irányban 50–150 m széles előfordulás súlypontja a vámspércsi 10A és 10T erdőtagokban van, amelyeket 1986-ban akáccal telepítettek. A növény előfordul még néhány szomszédos akácosban, egy erdeifenyő-telepítés szegélyében és a környező degradált száraz mészkőrűl homoki gyepekben is. A terület déli részén feltárt szelvény talaja finom frakciókban gazdag, savanyú (pH KCl: 3,9–4,5), szerkezet nélküli (KA: 25), gyengén humuszos (0,13–0,33%), kovárványcsíkok nélküli, tápanyagszegény futóhomok.

Előfordulási optimuma félárnyékos idősebb, a közelmúltban tisztított akácosokban van, ahol a *Bromus tectorum*-ot visszaszorítva monodominánssá vált. A zárt erdeifenyő-telepítésnek csak a szegélyében fordult elő, egy erősebben árnyékolt, nem tisztított, fiatal, *B. sterilis* dominálta akácosban viszont csak szóróványos. Az évelő füvek (*Agropyron intermedium*, *Calamagrostis epigeios*) borította tisztásokon csak szóróványosan fordult elő, és hiányzott a zárt gyepekben is. Az előfordulás területén négy jellemző élőhelytípusban (mészkőrűl gyepek, 2 éves akáctelegezés, 17 éves akáctelegezés szegélye, 17 éves akáctelegezés belseje) készült 20 cönológiai felvételt (2 m × 2 m) a vadrozsnak állandó kísérője a *Bromus tectorum* és – a zártabb akácos belsejének kivételével – a *Cynodon dactylon*, *Equisetum ramosissimum*, *Erigeron* [*Conyza*] *canadensis*, *Poa bulbosa* és *Veronica verna* is.

Nyírségi előfordulásának társulástani jellemzői nem térnek el az irodalomban közöltektől. Soó (1973) szerint egyéves nyílt homoki gyepek kodomináns faja, mely akácosokban fációsalkotó, és előfordul különféle évelő nyílt és zárt homoki gyepekben, illetve gyomtársulásokban is. MAJER (1968) alföldi meszes futóhomok-buckák szélsőségesen száraz, bolygatott akácosainak típusjelző fajaként tárgyalja. A legújabb társulástani irodalom *Buxio laniflorae-Bromion tectorum* fajnak, a *Secali sylvestris-Brometum tectorum* társulás kodomináns, konstans fajának tekinti (BORHIDI 2003). Vámspércsi élőhelyein borítása és hajtássűrűsége a gyeptől az idős akácos belseje felé haladva, a gypsint közel azonos borítása mellett, egyre növekedett. Borítása ugyanakkor negatívan korrelált a gypsint fajgazdagságával.

Noha a vadrozsnak a Nyírség romániai részének három pontjáról egyszer már jelezték (REȘMERIȚA et al. 1971), de ezek a herbáriumi példányokkal alátámasztott, meg nem erősített adatok a román flóraművekbe már nem kerültek be. KARÁCSONYI (1995) is kétes nyírségi előfordulását fajként tárgyalja. Ma már aligha dönt-

hető el, vajon nem tévedésről van-e szó. A Nyírség hazai és romániai részének alapos florisztikai feltártsága inkább a behurcolást valószínűsíti.

A Dél-Nyírségben dolgozó több erdészeti műszaki vezető egybehangzó elmondása alapján a 1980-as évektől kezdve többször is hoztak akác és erdeifenyő szaporítóanyagot a Duna-Tisza közéről és a Gödöllői-dombvidékről. Kézenfekvő feltételezni, hogy a vadrozszt a csemetékre tapadt földdel hurcolták be. Az erdészeti nyilvántartás hiányosságai miatt ugyanakkor nem tisztázható, hogy az egyes szaporítóanyag-tételek mikor, honnan származtak és mely területekre kerültek. Így a vámspércsi előfordulás behurcolását bizonyítani nem lehetett, és nem volt lehetséges azonosítani azokat a dél-nyírségi akác- és erdeifenyő-telepítéseknek sem, ahová a Kiskunságból vagy a Gödöllői-dombvidékről származó szaporítóanyag került.

Kiskunsági nyílt homoki gyeppen HALASSY (2001) a vadrozs 600/m², parlagon 2300/m² magzsűrűségét jelezte a talaj felső 5 cm-es rétegében, fizikai elválasztás módszerét alkalmazva. CSONTOS (1999, 2001) eltemetés csíráképesség-vizsgálatai alapján a vadrozs legfeljebb rövid perzisztens (1–5 év) magkészlettel rendelkezik. A faj hosszabb ideig tartó lappangása tehát kizárható. A vámspércsi populáció fennmaradását így a helyi termőhelyi viszonyok állandósága és a továbbterjedés képessége határozza meg. A vadrozs kalászsója igen törékeny, az érett, széthulló kalászok könnyen terjedhetnek, különösen az erdőtelepítések gépesített ápolási munkái (tárcsázás, kapálás) során. A vadrozs újonnan felfedezett lelőhelyén terjedőképes faj benyomását kelti. A faj számára alkalmas élőhelyek a Dél-Nyírségben szinte korlátlanul állnak rendelkezésre. A következő években dől el, sikerül-e a mostani elterjedés határain túllépnie.

Irodalom:

BORHIDI A. 2003: Magyarország növénytakarásai. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 236–238. – CSONTOS P. 1999: Six years' results of a seed burial experiment involving 30 species native to Hungary. Abstracts of the 8th European Ecological Congress „The European Dimension in Ecology”, Halkidiki, Greece, p. 251. – CSONTOS P. 2001: A természetes magbank kutatásának módszerei. *Synbiologica Hungarica* 4, pp. 155. – HALASSY M. 2001: Possible role of the seed bank in the restoration of open sand grassland in old field. *Community Ecology* 2(1): 101–106. – KARÁCSONYI C. 1995: Flora și vegetația Județului Satu Mare. Editura Muzeului Satmarean, Satu Mare, 120 pp. – MAJER A. 1968: Magyarország erdőtakarásai. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 406–410. – REȘMERIȚA I., SPÎRCEZ Z., CSÜRÖS ȘT., MOLDOVAN I. 1971: Flora și vegetația Nisipurilor din nord-vestul României. *Communic. Bot.* pp. 39–75. – SOÓ R. 1973: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V. Akadémiai Kiadó, Budapest, p. 359.

Az első szerző tevékenységét az OTKA 42848 számú pályázata, valamint a BÉKÉSY GYÖRGY Posztdoktori Ösztöndíj támogatta.

2. MATUS G., SRAMKÓ G.: A *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. új előfordulása Tokaj-Eperjesi-hegységben.

Hozzájárult: MATUS G.

A hegyi (északi) szirtpáfrány cirkumboreális elterjedésű fajunk, melynek areája Európában boreo-montán diszjunkciót mutat. Közép-Európában előfordulásainak súlypontja a Német-középhegységvidékre és az Északi-Kárpátokra esik, hazánkban kizárólag az Északi-középhegységben igen szórványosan előforduló növény. A 19. század második fele óta jelzett lelőhelyei közül mindössze hét esik a mai Magyarország területére. Ezek közül 2001–2002 közötti bejárások során ötöt sikerült megerősíteni (SRAMKÓ és MAGOS 2002). Kettő a Eperjes-Tokaji-hegységben, egy-egy pedig a Börzsönyben, a Mátrában és a Bükkben található. A megerősített előfordulási helyeken az állományok egyedszáma csak a füzeri Vár-hegyen haladja meg a 100-at.

2003 augusztusában, a „Magyarországi Flóratérképezési Program” keretében a CEU: 7594/3 kvadrát felmérésekor a hegyi szirtpáfrány eddig ismeretlen, nagy egyedszámú populációja került elő a Regéc határában emelkedő Nagy-Szár-kő (729 m) andezitszikláin (UTM: EU26D2). A szeptemberben elvégzett felmérés során Etrex Legend típusú GPS készülékkel, 8 m pontosság mellett részletesen meghatároztuk az előfordulások földrajzi koordinátáit, valamint megbecsültük az állomány egyedszámát.

A szirtpáfrány egyedek a hegy déli oldalán, 670–700 m tszf. magasságban lévő lejtősztyeprét sziklafel-színein, a keleti és nyugati oldal sziklakibúvásein, valamint utóbbi nyugatias és délies sziklaletörésének felső peremén fordulnak elő. Mintegy 470 tövet azonosítottunk, így megállapítást nyert, hogy a regéci előfordulás a második legnagyobb egyedszámú ismert hazai állomány. A füzeri és telkibányai előfordulásokkal együtt az ismert *Woodsia ilvensis* egyedek így közel 90%-a az Eperjes-Tokaji-hegységben található (vö. SRAMKÓ és MAGOS 2002).

A szirtpáfrány mikroélőhelyeit bontatlan, padosan elváló andezit sziklahasadékgyepek és nyílt szilikátsziklagyepek képezik. Az élőhely felmérése során 5 db, 4 m² területű cönológiai felvételt készítettünk. Ezekben nagyobb gyakorisággal és borítással szerepelnek: *Asplenium trichomanes* L., *A. septentrionale* (L.)

Hoffm., *Allium montanum* L., *Jovibarba hirta* (L.) Jusl., *Festuca* cf. *pseudodalmatica* Krajina, *Potentilla arenaria* Borkh., *Rumex acetosella* L., *Sedum acre* L., *S. maximum* (L.) Hoffm., *Viscaria vulgaris* Bernh. Kiemelésre érdemes a szirtipáfránnyal együtt előforduló *Asplenium* × *alternifolium* Wulf. in Jacq., valamint a lejtősztyepréten és sziklai cserjésben előforduló *Centaurea triumfettii* All. subsp. *aligera* (Gugl.) Dostál, *Cotoneaster* cf. *integerrimus* Medic., *Pulsatilla* cf. *montana* (Hoppe) Rehb., *Spiraea media* Fr. Schm. és *Stipa* cf. *dasyphylla* Czern. jelenléte. A kriptogám flóra határozás alatt van. A terület a Zempléni TK része, fokozott védelmet nem élvez, de része a Natura 2000 hálózatainak (SCHMOTZER ANDRÁS *ex verb.*). Az itteni állományt elsősorban a tájidegen muflon veszélyeztetheti. A hegyi szirtipáfrányt a közeli Kerékkötő (734 m) és Nagy-Bekecs (711 m) hegyek sziklaletörésein hiába kerestük.

Irodalom:

SRAMKÓ G., MAGOS G. 2002: A *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. aktuális helyzete Magyarországon. *Bot. Közlem.* 89(1-2): 241.

Az első szerző tevékenységét a BÉKÉSY GYÖRGY Posztdoktori Ösztöndíj, a második szerző munkáját a Pro Renovanda Diákok a Tudományért Alapítvány támogatta.

3. CSIKY J., BARÁTH K.: *Taxonómiai és termőhelyi vizsgálatok a Cuscuta campestris, C. europaea és C. epithymum agg. populációkon.* Hozzájárult: DANCZA I., ILLYÉS Z., MATUS G., MOLNÁR V. A., PENKSZA K., SRAMKÓ G., VOJTKÓ A.

4. (HONFI P.: A *Chrysanthemum* nemzetség tagjai, rendszertani besorolásuk változásai, különös tekintettel a kertészeti jelentőséggel bíró fajokra.) – megtartva december 15-én, az 1397. szakülésen.

5. TAR T.: *Őshonos fészkesek felhasználási lehetőségei dísznövényként az Aster linosyris példáján.* Hozzájárult: SRAMKÓ G.

A Magyarországon honos mintegy 2400 növényfaj között szép számmal találunk a dísznövénytermesztés különböző területein felhasználható, még kultúrába nem vont fajokat. Felhasználásuk előnyösebb, mint a hasonló díszítő értékkel rendelkező, idegenhonos fajok alkalmazása, különösen, ha hazai vad populációból felszaporított növényeket termesztünk. Ezek ugyanis jobban alkalmazkodnak a hazai ökológiai és klimatikus adottságokhoz.

Kísérletemben az aranyfürt őszirózsa (*Aster linosyris* (L.) Bernh.) viselkedését és reakcióit vizsgáltam különféle termesztési körülmények között. Jelenleg élő dísznövénynek nevelik és forgalmazzák.

A kultúrát magvetésről és dugványozásról is indítottam. A magvetés kelési aránya 29% volt, a kelés a magvetést követő 3. naptól a 7. napig tartott. A magoncok növekedése meglehetősen gyenge volt, átlagos magasságuk öszre alig érte el a dugványról nevelt tövek magasságának a felét. Virágot a magvetést követő első évben nem hoztak, mindvégig vegetatív állapotban maradtak. Dugványozást hat kezelésben, öt különféle gyökereztető szer alkalmazásával végeztem, a legmagasabb gyökerezési arány 92,5% volt.

Az aranyfürt őszirózsaát visszacsípés nélkül vágott virágnak, valamint egy, illetve többszöri visszacsípéssel cserepes dísznövénynek is neveltem. Az egyszálasnak nevelt tövek átlagos magassága 47 cm volt (szórás 35 és 88 cm között), a visszacsípéssel nevelt tövek magassága átlagosan 24 cm volt (szórás 13 és 33 cm között).

A faj virágzása vadon legkorábban júliusban kezdődik és a fagyokig tart. A márciustól üvegházban hajtattott tövek június 5-re virágoztak, virágzásuk augusztus közepéig tartott. A levirágzott tövek augusztusi visszavágása után szeptember második dekádjától október végéig tartó másodvirágzást produkáltak. Másodvirágzásuk mind a növények átlagos magasságát, mind a szárankénti virágszámot tekintve jóval alatta maradt a nyári virágzásnak.

A tövek szárankénti virágzatszáma a vadon élő növények esetében átlagosan 6,3 (150 minta alapján, a szórás 1 és 22 virágzat/szár között). Az üvegházban, öntözéssel és tápanyag-utánpótlással nevelt tövek száranként átlagosan 15,5 virágzatot hoztak (szórás 1 és 88 között).

Mind a megnövekedett szárankénti virágzatszám, mind a szármagasság, valamint a növény vázartartóssága is (12–14 nap, a szedéskori nyílottsági állapottól függően) lehetővé teszi, hogy az aranyfürt őszirózsaát csokorlázító növényként a virágkötészetben felhasználjuk.

6. (BÖHM É.: *Impatiens balfourii* Hook.f. elvadulása Pilisvörösváron.) – elmaradt.

7. ILLYÉS Z.: *Képek Skandináviából egy botanikus szemével.* Hozzájárult: MOLNÁR V. A., SRAMKÓ G.

1. (KEDVES M.: *Beszámoló az APLF XVIII. palinológiai szimpóziumáról.*) – elmaradt.
2. (KEDVES M., PÁRDUTZ Á., HALÁSZ G., KOVÁCS J., THURZÓ Zs.: *A C60 fullerén/benzol oldat jelentősége a Malva sylvestris pollenszemeinek részleges degradálásában.*) – elmaradt.
3. VISNOVITZ T., KRISTÓF Z.: *Egy különleges növényi érzékséjt.* Hozzászolt: CSONTOS P., KERESZTES Á.
4. BAJI B.: *Irányított és spontán hibridizáció termesztett amaránt fajok, valamint termesztett és gyom amaránt fajok között.* Hozzászolt: ISÉPY I., PINTÉR I.

Növekvő érdeklődés tapasztalható a gabonaamarántok termesztése iránt Szárazság- és hőtűrése, kedvező táplálkozás-élettani jellemzői miatt ígéretes élelmisznövény. A termesztés genetikai hátterét az 1980-as években az USA-ból behozott fajták adják, míg a dísnövény és gyomtaxonok Európában évszázadok óta jelen vannak. Ezekből, az itt akklimatizálódott taxonokból kiinduló génáramlás növelheti az étkezési amarántok genetikai változatosságát, elősegítheti meghonosodásukat. Az Agrobotanikai Intézetben több évtizede véghezvük amaránt génforrások gyűjtését. A felszaporítás során a tenyészcselektákban számos esetben találtunk olyan egyedeket, amelyek fenotípusa hibridizációra utalt. Ilyen fenotípusos jegyek voltak az alábbiak:

- Gyomamaránt megjelenésű egyedek *A. cruentus* L. és *A. hypochondriacus* L. parcellákban. A nővirágok-nak csak néhány százalékából fejlődik termés, de a magok csíráképesek.

- *Amaranthus cruentus* L. állományokban, lényegesen rövidebb vagy hosszabb tenyészidejű egyedek, amelyek egyes taxonómiai határozóbélyegeiben is különböznek az állomány többségétől (bractea hossza, virágzat színe, alakja).

- *A. caudatus* L. állományban torz növekedésű, nagymértékben steril egyedek, amelyek azonban kis számban hoznak csíráképes magot. A leveleken jól látható az *A. hypochondriacus*-ra jellemző piros folt.

Irányított megporzással is állítottunk elő *A. cruentus* × *A. hypochondriacus* hibridet, majd az utódnemzedékekből teljesen fertilis, homogén vonalakat. A fenti spontán hibrid egyedekből sikeresen neveltünk fel tömegszelekció mellett kultúrjellegű F4–F6 populációkat, valamint pedigri módszerrel homogén F8 vonalakat. Az utódnemzedékek felnevelése során a következő tendenciákat tapasztaltuk a fenotípus alakulásában:

- Steril gyomjellegű egyedek utódpopulációi: Az esetek nagyobb részében *cruentus* jellegű fenotípus, néhány esetben *hypochondriacus* jellegű fenotípus. Az egymást követő nemzedékekben a „kultúrjelleg” erősödik, a fertilitás javul, majd teljesen helyreáll. *A. cruentus* jellegű utódpopulációkat *A. cruentus* × *A. retroflexus*, az *A. hypochondriacus* jellegűeket *A. cruentus* × *A. powellii* kereszteződés eredményének gondoljuk. A tenyészidő hossza nagymértékben változó.

- A szülőpopulációtól eltérő tenyészidejű hibridek: Az utódpopulációk „kultúr” jellegűek, határozóbélyegeik az *A. cruentus* és az *A. hypochondriacus* bélyegeinek introgresszióját mutatják. Az egyedek nagyobb része teljesen fertilis már az F2–F3-ban is. A tenyészidő hosszában igen nagy változatosság van az utódpopulációkon belül. Az általunk mesterségesen létrehozott *A. cruentus* × *A. hypochondriacus* keresztezés utódpopulációi is így módon viselkedtek, ezért az ilyen típusú spontán hibrid populációkat is ezeknek a fajoknak kereszteződése eredményezhette.

- Torzan növekvő egyedek *A. caudatus* állományokban: Az F2–F3 utódnemzedékekben az *A. hypochondriacus* és az *A. caudatus* tulajdonságainak introgressziója jól látható. A későbbi nemzedékekben a felálló virágzatra, valamint a koraiságra történő szelektálás egy igen korai, az *A. cruentus*-hoz közel álló megjelenésű homogén populációt eredményezett.

Előadásunkban a fentiekben ismertetett F1 hibrideket, azok utódpopulációit, és homogén utódvonalait diaképeken, a fontos határozóbélyegként használt termősvirágok alakulását rajzokon mutatjuk be.

5. BÓZSING E., CSERESNYÉS I., CSONTOS P.: *Az Astragalus cicer keményhájúságának kapcsolata a termőhelyi viszonyokkal.*

A Fabaceae családba tartozó *Astragalus cicer* mérsékelt száraz vízháztartású élőhelyek faja, populációi megtalálhatók száraz (pl. löszcserjés, melegkedvelő tölgyes tisztása), ugyanakkor nedvesebb (pl. patak menti magaskórós, láprét) termőhelyeken egyaránt. Így egyazon fajon belül jól vizsgálhatóak a különböző vízellátottságú élőhelyeken termő populációk magbiológiai tulajdonságai.

Az élőhely vízellátottsága függvényében a következő jellemzőket vizsgáltuk: 1) hüvelyenkénti átlagos magszámot; 2) ezermagtömeget; 3) a csírázási százalékot és 4) a csíráztatáskor mutatózó keményhájúságot.

A növény által termelt magszám és a magok tömege között gyakran található összefüggés, amennyiben a

reproduktív allokáció megoszlik a magok mérete és száma között. Ilyen esetekben minél nagyobb a magprodukción, annál kisebb lehet a magok tömege.

A keményhéjúság azt jelenti, hogy a maghéj a vízre nézve impermeabilis, így a magvak még a számukra kedvező körülmények között sem tudnak vizet felvenni, tehát nem duzzadnak meg, és nem csíráznak. Ez a tulajdonság a faj fennmaradása szempontjából rendkívül fontos, hiszen a keményhéjúság fokozatosan szűnik meg, így egy adott év magtermeléséből éveken át jelentkezhetnek csíranövények. Mivel fejlődésük eltolódik arra az időre, amikor a csírázás számukra a legkedvezőbb, elkerülhetik azt, hogy egy kedvezőtlen évben a szaporodásra fordított energia teljesen kárba vesszen. Másrészt a talajban kialakult perzisztens magbank lehetővé teszi a populáció regenerálódását különféle zavarásokat (pl. aszály, legeltetés, mezőgazdasági tevékenység) követően. A keményhéjúság a talajban mechanikai hatásokra, hőingadozások következtében, illetve mikroorganizmusok tevékenysége folytán oldódik fel.

Vizsgálatainkhoz összesen 20 populációból gyűjtöttünk terméseket üde és száraz élőhelyekről. A hüvelyenkénti átlagos magszám megállapításához öt ismétlésben 30–30 hüvelyt bontottunk fel, majd ebből meghatároztuk a termékenkénti magszámot. Az ezermagsúlyt 5×50 mag tömegének méréséből számoltuk ki. Laboratóriumi csíráztatással vizsgáltuk, hogy mekkora az egyes populációkban a csírázás, valamint a keményhéjúság aránya. A csíráztatás előtt a magvak felületét 20%-os etil-alkohollal sterilizáltuk. Öt ismétlésben 30–30 magot csíráztattunk 21 napon át Petri-csészében, megnedvesített vattapapíron. Az érintetlen magtétélek csíráztatásával megállapítottuk az egyes populációkban a csírázási százalékot és a keményhéjú magvak arányát. Emellett minden egyes tételnél a magvak szkarifikációjával (a maghéj permeabilitásának csiszolópapír általi dörzsöléssel) vizsgáltuk, hogy a magvak életképesek-e, ezzel igazoltuk, hogy a kezeletlen tétélek-nél a csírázás elmaradását az általunk vizsgált keményhéjúság okozta.

A hüvelyenkénti átlagos magszám közti különbséget t-próbával vizsgáltuk: az üde élőhelyeken átlagosan 4,1 db, a száraz élőhelyeken 2,1 db mag található a termésekben. Az egyes tétélek hüvelyenkénti átlagos magszámát tekintve az üde élőhelyeken szignifikánsan magasabb ($p < 0,001$), mint a száraz élőhelyeken. Az élőhely vízellátottsága szerint az ezermagtömegek között a Welch-teszt szerint nincs szignifikáns különbség: üde élőhelyeken átlagosan 2,73 g, a száraz élőhelyeken 2,58 g. A magtömeg és a magszám között nincs korreláció ($R^2 = 0,0923$). Így elmondható, hogy a nedves élőhelyen a növény több magot terem, és ezek tömege nem kisebb, mint a száraz termőhelyen előké, azaz az üde élőhely kedvez a magtermelésnek.

Az élőhely vízellátottsága függvényében nem találtunk szignifikáns különbséget sem a csírázási százalék, sem a keményhéjúság tekintetében: a csírázási % az üde élőhelyeken átlagosan 13,1%, míg a száraz élőhelyeken 8,9% volt. A keményhéjúság üde élőhelyeken átlagosan 80,1%, száraz élőhelyeken átlagosan 82,7% volt.

A kezeletlen és a szkarifikált magvak csíráztatásainak eredményei szerint a kezelés szignifikánsan ($p < 0,001$) növelte a csírázási arányt: üde élőhelyen átlagosan 55,8%, száraz élőhelyen átlagosan 64,4% volt. Ugyanakkor a kezelés szignifikánsan csökkentette a keményhéjúságot is: üde élőhelyeken átlagosan 13,8%, száraz élőhelyeken átlagosan 12,8% volt. Így elmondható, hogy az érintetlen tétélek-nél a csírázás elmaradását valóban a keményhéjúság okozta.

Munkánkat az OTKA T 025350 számú pályázata támogatta.

6. (KRÍZSIK V.: *Páfránypopulációk térbeli genetikai struktúráldódása.*) – megtartva december 15-én, az 1397. szakülésen.

7. PINTÉR L.: *Evolúciógenetikai vizsgálatok az Asplenium genus Ceterach szekciójában.* Hozzászól: CSONTOS P., KERESZTES Á.

1396. szakülés, 2003. december 8.

PÓCS TAMÁS köszöntése 70. születésnapja alkalmából

1. (VIDA G.: *Növénytársulások tanulmányozása és vegetációtérképezés Pócs Tamással az 50–60-as években.*) – elmaradt.

2. ORBÁN S.: *Pócs Tamás oktatói és tanszékvezetői tevékenysége.*

3. BALOGH M.: *Terresztris dagadóláp hazánkban.*

4. FARKAS E.: *Pócs Tamás szerepe a hazai és nemzetközi lichenológiában.*

5. KIS G.: *Pócs Tamás mellett 25 éve.*

Az MBT Botanikai Szakosztálya nevében MOLNÁR EDIT köszöntötte az ünnepeltet.

További hozzászólások: SZABÓ T. A., TÓTH S.

1. FAHMY H., DOROGI Zs.: *Új tartósítószer, az 1-metil-ciklopropén (1-MCP) használata néhány vágott virág vázatartósságának növelésére.* Hozzájárult: BUGÁR-MÉSZÁROS K., PENKSZA K.
2. KRÍZSIK V.: *Páfránypopulációk térbeli genetikai struktúráldása.* Hozzájárult: PENKSZA K.
3. ÚJVÁRI M.: *Levendula szaporítása mini-dugványról.* Hozzájárult: GRACZA P., PENKSZA K.

A kísérlet célja a *Lavandula angustifolia* 'Dwarf Blue' szaporítása nyugalmi időszakban mini-dugványról. A dugványozást két időpontban október közepén és március elején végeztük. A levelek hónaljában levő 1,0–1,5 cm-es hajtásokat használtunk dugványnak. A mini-dugványokat román Radi-Stim 2 gyökereztető porral kezeltük, amelynek hatását kezeletlen kontrollhoz hasonlítottuk. A dugványokat perlit és homok 1 : 1 arányú keverékébe, szaporítóládákba tűzdtük. Az októberi dugványokat fűtött üvegházban, a márciusi dugványokat pedig fűtetlen üvegházban gyökereztettük. Az értékelés során mértük a gyökeres dugványok arányát (%-ban), a gyökeres dugványokon levő gyökerek számát (db), és a gyökerek átlag hosszúságát (cm), valamint az új hajtások hosszúságát (cm). Az eredmények kimutatták, hogy ebben az időszakban is a levendula serkentőszert nélkül is nagyon jó eredménnyel szaporítható mini-dugványokról. Az őszi kísérletben begyökeresedett dugványokat február végén cserepeztük és márciustól pótmegvilágítottuk. Április végén bemértük a növényeket. Az állandó pótmegvilágítás kedvezően hatott a fejlődésre és elágazásra. A megvilágított cserepeket kompakt, zömök hajtások, rövid ízközök jellemezték.

4. GRACZA P., SIMON G., JUHÁSZ L.: *Az üstökös és lombos fák közötti átmeneti koronátípus.* Hozzájárult: PENKSZA K.
5. GRACZA P., PAPP J., ÖRI Cs.: *Néhány fenyőfaj szikleveleinek szöveti szerkezete.* Hozzájárult: PENKSZA K.
6. FEKETE Sz.: *Új egyvári dísnövények jellemzői, klímaturésuk az eredeti élőhelyük függvényében.* Hozzájárult: BUGÁR-MÉSZÁROS K., GRACZA P.
7. KOHUT I.: *A Budai Arborétum nárciszfajtáinak fenológiája.*

A nárcisz a tulipán mellett legfontosabb tavaszi hagymás növényünk, jelentősége egyre nő. Nemcsak vágott virágként, hanem kertekbe, parkokba ültetve is találkozhatunk vele. Budapest talán legnagyobb nárciszgyűjteménye a volt Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Budai Arborétumában található. Vizsgálataim során ezen, 1993-ban az angliai Lindgarden cég holland leányvállalata által ajándékozott, majd OMMI fajtajegyzékbe vett, mintegy 90 fajta viselkedését kísértem figyelemmel 2001–2003-ig.

A nárciszok életritmusára a ciklikus fejlődés jellemző; a növények életében nyugalmi és aktív periódusok váltogatják egymást úgy, mint tavaszi kihajtás, virágzás és hagymanevelés, nyári nyugalmi állapot, nyár végi és őszi újraindulás, és téli nyugalom vagy vernalizációs időszak. A fenofázisok hossza az egyes fajtacsoportoknál eltérő hosszúságú.

Vizsgálataimban a kihajtást, a virágzást és annak alakulását, illetve az elvirágzást kísértem figyelemmel; valamint 12 véletlenszerűen kiválasztott fajtnál díszítőérték vizsgálatot végeztem.

Február közepén 18 véletlenszerűen kiválasztott fajta lombmagasságát vonalzóval megmértem, melyből megállapítható, hogy nincs lineáris összefüggés a virágzás kezdete és a lombmagasság között.

A virágzás a vizsgált években március 11-én, illetve 12-én, 2003-ban március 27-én kezdődött, és mindhárom évben május első napjaiban ért véget.

Legkorábban a Nagykoronájú és a Trombita nárciszok, míg legkésőbb a Tazetta nárciszok bontották ki szirmukat.

A virágzási intervallumok hosszúsága is eltérő módon alakult, amit természetesen az is nagymértékben befolyásol, hogy hány egyed van az adott foltban. (A telepítés nem ágyásba, hanem foltba történt.)

A virágzásnak a hirtelen felmelegedés vetett véget, az elvirágzás 4–12 napig tartott.

A díszítőérték vizsgálat alapján kiültesre leginkább a 90% feletti értéket elért fajták alkalmasak, pl. 'Valdrome', 'Tinker' és 'Actea'.

A fenológiai fázisok hosszúságának ismerete a felhasználhatóság miatt fontos, mivel a nárcisznak más növényfajokkal, illetve fajtákkal történő összeültetése ily módon könnyedén megtervezhető.

8. HONFI P.: *A Chrysanthemum nemzetség tagjai, rendszertani besorolásuk változásai, különös tekintettel a kertészeti jelentőséggel bíró fajokra.*

A *Chrysanthemum* nemzetségen belüli taxonómiai változások korántsem új keletűek. Az *Asteraceae* család több ma élő nemzetsége korábban ehhez a nemzetséghez soroltatott, illetve a most ehhez vagy rokon nemzetségekhez sorolt taxonok korábban más nemzetségekben foglaltak helyet. Talán a legvitatottabb a kerti krizantém elnevezése volt. A Nemzetközi Botanikai Nomenklatúra Bizottság (ICBN) 2001-es állásfoglalásában ugyan újra a *Chrysanthemum* nemzetségbe sorolta a fajt – és ebben nem kis szerepet játszott a névváltozás keltette „zúgolódás” – a faji jelzőt újra lecserélték.

A nemesítésben felhasznált vadfajok. – A LINNÉ által 1753-ban leírt *Chrysanthemum indicum* faj Kínában, Hongkong közelében, Hupeh-tartományban és a Tai-hu-tó környékén honos növény. Kis, sárga fészekvirágzatú, 30–90 cm magas évelő, nem is emlékeztet a legtöbb mai krizantémfajára. Több más krizantémfajjal együtt 1992-től a *Dendranthema* nemzetségbe sorolták át, *D. indicum* Desmoul néven, majd 2001-ben újra visszakarta régi nevét, és azóta is így nevezik.

A nemesítés során kezdetben felhasznált fajok között szintén jelentős szerepet játszott a szintén Hupeh-tartományban honos, RAMATUELLE által leírt *Chrysanthemum morifolium*. Ez a 60–150 cm magas, bőven elágazó zárú növény felfelé törő szárakat nevel, vastag, nemezesen szőrös fonákú levelekkel. Virágzatai csoportosan állnak a hajtásvégeken, nyelves virágai fehérek, csöves virágai sárgák. A faj elnevezése és besorolása is vitatott, több szerző szinonim névként jelöli meg a *Ch. vesticum* és *Ch. sinense* neveket, és 1992-ben ezt a növényt is a *Dendranthema* × *grandiflorum* összefoglaló néven leírt fajba sorolták, majd 2001-ben a *Chrysanthemum Indicum* hibridek tagjaként írták le. A legfrissebb nevezéktanban maga a faj mint a kertészeti hibridek tagjai a *Chrysanthemum* × *grandiflorum* hort. fajhoz soroltatik, és magát a vad fajt a növénynev-jegyzékek nem említik.

A kerti krizantém nevének változása. – A növény Európában először 1608-ban tűnik fel, *Matricaria japonica* néven, de az elsőként behozott növények francia és angol források szerint elpusztultak. Csak 80 évvel később jut el újra hozzánk, ekkor már *Chrysanthemum indicum* néven. Ezután egészen 1992-ig ezen a néven foglalták össze a kertészeti termesztésben lévő hibrideket. Az 1992-es nagyobb változások folytán a kerti krizantémot is a *Dendranthema* nemzetséghez sorolták át, *D. × grandiflorum* néven. A sorozatos viták és tanácskozások után 2001-ben visszakarta régi nevét, és mint „*Chrysanthemum Indicum* hibridek” szerepeltek ezután a névjegyzékekben. Az új nomenklatúra (2002) szakított a hibridek ilyen típusú (formátumú) megjelölésével, és a hibrid eredetet szorzójelel jelölve, a vad fajtól elkülönítve *Ch. × grandiflorum* hort. név használatát mellett döntött.

Az egynyári krizantémok nevének változása. – A legtovább a kertészeti termesztésben virágágyai egynyáriként használt fajok neve maradt változatlan, 2002-ig minden nevezéktanban a *Chrysanthemum* nemzetséghez sorolták az ide tartozó fajokat, ezután azonban mindet más nemzetségekhez sorolták át.

Chrysanthemum carinatum Schousb. → *Ismelia carinata* (Schousb.) Sch. Bip.

Chrysanthemum coronarium L. → *Xanthophthalmum coronarium* (L.) Trehane

Chrysanthemum segetum L. → *Xanthophthalmum segetum* (L.) Sch. Bip.

Chrysanthemum × spectabile (Lilja) A. Nilsson → *Xanthophthalmum spectabile* (Lilja) Erhardt

Chrysanthemum parthenium (L.) Bernh. → *Tanacetum parthenium* (L.) Sch. Bip.

Chrysanthemum multicaule Desf. → *Coleostephus multicaulis* (Desf.) Durieu

Az évelő *Chrysanthemum* fajok nevének változása. – A kertészeti kultúrákban jó néhány évelő dísznövényként alkalmazott *Chrysanthemum* is van, de a nemzetség névváltozásai ezeket sem hagyták érintetlenül.

Chrysanthemum maximum Ramond → *Leucanthemum maximum* (Ramond) DC.

Chrysanthemum leucanthemum L. → *Leucanthemum vulgare* (Lam.) DC.

Chrysanthemum coccineum Willd. → *Tanacetum coccineum* (Willd.) Grierson

Chrysanthemum frutescens L. → *Argyranthemum frutescens* (L.) Sch. Bip.

Chrysanthemum pacificum Nakai → *Ajania pacifica* (Nakai) Bremer et Humphries

Chrysanthemum arcticum (L.) Bernh. → *Arctanthemum arcticum* (L.) Tzvelev

Irodalom:

ENCKE F. et al. 1993: Zander Handwörterbuch der Pflanzennamen. Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart. – ERHARDT W. et al. 2002: Zander Handwörterbuch der Pflanzennamen. Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart. – GRIFFITHS M. 1994: Index of Garden Plants. The Royal Horticultural Society. London and Basingstoke. – PRISZTER SZ. 1998: Növényneveink. Mezőgazda Kiadó, Budapest.

Az **Irodalom – References** csak a szövegközi hivatkozásokat tartalmazza (sem többet, sem kevesebbet).
Formai előírások:

A hibátlan gépeléssel vagy számítógépes szövegszerkesztéssel készített tipizálás nélküli, javításoktól mentes kéziratok terjedelme az ábrákkal, táblázatokkal és az irodalomjegyzékkel együtt nem haladhatja meg a 20 gépelt oldalt. Az oldalak 12 pontos betűvel, 1,5-es sorközzel, 3 cm-es margókkal készíthetők. A kéziratok három kinyomtatott, teljes példány megküldése mellett mágneslemezen is beküldendők. A szöveget MS Word for Windows 2.0 vagy 6.0 formátumban kell elkészíteni. Az ábrákat, képeket, hagyományos formában, vagy kép file-ok (JPG, TIF) formájában küldjék el. Ismételten hangsúlyozzuk, hogy a lemezen beküldött anyagok mellett sem nélkülözhető a kinyomtatott szöveg, valamint a táblázatok és az ábrák.

A nyelvhelyesség tekintetében a Magyar Helyesírási Szabályzat, a szakmai kifejezések, idegen szavak helyesírását illetően a Biológiai Lexikon (Akadémiai Kiadó 1975–78) és a Környezetvédelmi Lexikon (1993, 2002) az irányadó. A növényneveket PRISZTER SZ.: Növényneveink c. munkája (Mezőgazda Kiadó, 1998) szerint kell említeni. A mértékegységeket az SI-rendszer szerint kell használni. A tizedes számoknál tizedesvessző irandó.

Az egyes fejezetcímek fölött két soremelés, alattuk egy soremelés legyen. A bekezdések első sora 3 betűhellyel beljebb kezdődjék. Tabulátorjel bekezdésként *nem* használható. A kéziratban semmiféle tipizálás *ne* legyen.

A szöveg közben az irodalmi hivatkozások a következőképpen szerepeljenek. Egy szerző esetén: (Kis 1995), két szerző esetén: (Kis és Nagy 1995), több szerző esetén: (Kis et al. 1995). Több szerzőre történő hivatkozásnál: (Kis 1962, Nagy és Kovács 1986), ill. ugyanazon szerző(k)re történő többszöri hivatkozásnál: (Kis 1962, 1981, 1990; Nagy és Kovács 1986). Ha a szerzők egy mondat alanyaiként szerepelnek – ami csak akkor indokolt, ha a szerzők személye a fontos, és nem az általuk vizsgált jelenség, vagy az általuk tett megállapítás, akkor a szerző(k) nevének említése után szerepeljen az évszám zárójelben: Kis és Nagy (1995) szerint stb. A hivatkozásokban a szerzők neve között kötőjelet *ne* használjanak.

Az Irodalomban szereplő hivatkozásokat szoros ABC sorrendben, ezen belül időrendben az alábbi minták szerint kell feltüntetni.

Folyóiratban közölt egy szerzős dolgozat esetén:

Kis A. 1995: Útmutatás a szerzők részére. Bot. Közlem. 82: 123–456.

Két vagy több szerző esetén:

Kis A., Nagy B. 1995: Cím stb.

Illetve:

Kis A., Nagy B., Közepes C. 1995: Cím stb. (Tehát a szerzők nevei között vesszővel, kötőjel, és, ill. and szó nélkül.)

Szerkesztett kötetben történt publikálás esetén:

Kis A. 1995: Útmutatás a szerzők részére. In: Szerzői útmutatások (Szerk.: Nagy B., Közepes C.). Botanikai Kiadó, Budapest, pp. 345–568, pp. 345–568, vagy 230 pp., vagy egy oldal esetén p. 23.

Idegen nyelvű, idézett cikkek szerzői esetén is a fenti mintákat *kell* követni Ed.: vagy Eds.: használatával.

Ábrák, táblázatok, illusztrációk

Az ábrák nyomdakész állapotban készíthetők el, vagy tussal pauszpapíron, vagy számítógépes ábrakeresztés esetén lézernyomtatóval. Az ábrák mérete olyan legyen, hogy a nyomdai eljárás során történő kicsinyítéssel egyetlen részlet se veszessen el. Ha az illusztráció fénykép, akkor az tükörfényes, fekete-fehér papírkép lehet, melynek minimális mérete 9x12 cm. A fényképeken a szükséges beírásokat Letraset betűkkel, vagy számítógéppel nyomtatott betűkkel kell végezni. Semmi esetre se alkalmazzon filctollas vagy bármilyen más kézi beírást. A beírások méretezésénél vegye figyelembe a nyomdai eljárás során bekövetkező kicsinyítést, tehát relatíve nagyobb betűket használjon. *Minden ábrát a tükörméretnek (12,5x19,5 cm) megfelelő méretarányban kell elkészíteni (pl. arányosan legyen kisebb).* Az ábrák, fényképek sorszámát hátoldalukon ceruzával a szerző(k) nevével együtt kell feltüntetni, így: Kis et al. 1. ábra. Az ábrák, táblázatok legcélszerűbb helyét a kéziratban a lap bal szélén egy ceruzával berajzolt nyíllal és a vonatkozó ábra, illetve táblázat sorszámának feltüntetésével kérjük jelezni, így: 1. ábra →.

Az ábrák, táblázatok feliratainál, beírásainál az oszlopok, sorok elnevezése után zárójelbe tett számmal jelezze, hogy az adott szöveg, szó az idegen nyelvű fordításban milyen számmal szerepel, pl. hajtáshossz (1). Ilyenkor pl. az angol szövegben a sorrend fordított, tehát: (1) shoot length, melyet a cím alá kell elhelyezni. Ebben a tekintetben a Botanikai Közlemények korábbi számai nyújtanak támpontot.

A szerkesztő bizottság csak a fentieknek megfelelően elkészített kéziratot fogad el és bocsát lektorálásra. A szerkesztőség idegen nyelvi fordítást, az ábrák és/vagy táblázatok elkészítését, az előírásoknak megfelelővé alakítását *nem* végzi el.

A kéziratokat két független lektor bírálja. Ha a két lektor véleménye a cikk közölhetőségét illetően különbözik, a cikkről a szerkesztő dönt. A szerzők a lektorok véleményét aláírás nélkül kapják meg. A lektorok javaslatai alapján a kéziratok módosítását, véglegesítését a szerzők végzik. A szerzők végzik a korrektúrázást is és ők felelnek a kéziratuk tartalmáért. A szerkesztő a kéziratot a kézirat beérkezésének és elfogadásának időpontját feltüntetve. A közlemény nyomtatott formájában az elfogadás időpontja szerepel.

TARTALOMJEGYZÉK

KEVEY B.: A Duna szlovákiai elterelésének hatása az Alsó-Szigetköz csigolya bokorfüzesekre (<i>Rumici crispi-Salicetum purpureae</i> Kevey in Borhidi - Kevey 1996)	1
MOLNÁR E.: A <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. B. növekedése heterogén környezetben I. Morfológiai jellemzők	19
STETÁK D.: A Duna-Dráva Nemzeti Park Gemenci Tájegysége vízi növénytársulásairól	35
Könyvismertetés (SZIGETVÁRI CS.)	64
BALOGH L.: Az adventív-terminológia s. l. négy nyelvű segédszótára, egyben javaslat egyes szakszavak magyar megfelelőinek használatára	65
Tudományterületi áttekintések:	
CSEH E.: A plazmódezmák	95
FODOR F.: Ólom- és kadmiumstressz növényekben	107
GLATZ A., HORVÁTH L., TÖRÖK ZS., VIGH L.: A membránok és a chaperone-ok szerepe a hőstressz érzékelésében és elhárításában	121
HORVÁTH E., SZALAI G., PÁL M., PÁLDI E., JANDA T.: A szalicilsav szerepe az abiotikus stressztoleranciá kialakulásában	129
TARI I., CSISZÁR J., GALLÉ A., BAJKÁN SZ., SZEPESI Á., VASHEGYI Á.: Élettani megközelítések gazdasági növényeink szárazságtűrésének genetikai transzformációval történő javítására ..	139
Növénytan szakülések (LÖRÖS L.)	159

INDEX

KEVEY B.: Wirkung der slowakischen Donau-Umleitung auf die Purpurweiden-Gebüsche (<i>Rumici crispi-Salicetum purpureae</i>) in Alsó-Szigetköz	1
MOLNÁR E.: Growth of <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. B. in heterogeneous light environment I. Morphological characteristics	19
STETÁK D.: Macrophyte communities of the Gemenc Area of the Danube-Drava National Park	35
BALOGH L.: A quadrilingual auxiliary-dictionary of adventive-terminology s. l. and proposals for the use of certain terms in Hungarian	65
Reviews:	
CSEH E.: The plasmodesmata	95
FODOR F.: Stress by lead and cadmium in plants	107
GLATZ A., HORVÁTH L., TÖRÖK ZS., VIGH L.: Dual role of membranes during thermal stress management in <i>Synechocystis</i> PCC 6803	121
HORVÁTH E., SZALAI G., PÁL M., PÁLDI E., JANDA T.: Role of salicylic acid in the induction of abiotic stress tolerance	129
TARI I., CSISZÁR J., GALLÉ A., BAJKÁN SZ., SZEPESI Á., VASHEGYI Á.: Physiological approaches to improvement of drought resistance of crop plants by genetic engineering ..	139